



*Escuela Técnica Superior de
Ingenieros de Caminos, Canales
y Puertos.*
UNIVERSIDAD DE CANTABRIA



EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LA ESPECIE INVASORA *ASPARAGOPSIS ARMATA* HARVEY, 1855

Trabajo realizado por:

Samuel Sainz Villegas

Dirigido:

Araceli Puente Trueba

Camino Fernández de la Hoz

Titulación:

**Máster Universitario en Gestión
Integrada de Sistemas Hídricos**

Santander, Julio de 2019

TRABAJO FINAL DE MASTER

RESUMEN

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Los ecosistemas litorales son, sin lugar a dudas, uno de los ambientes naturales que mayor afección han sufrido por parte de las actividades humanas. Esto ha generado una serie de cambios que podrían resumirse como una pérdida generalizada de la biodiversidad dónde la aparición de especies invasoras genera problemas importantes. Si a todo esto le sumamos los efectos del cambio climático nos encontramos ante una de las principales cuestiones que la gestión ambiental va a tener que abordar en los próximos años. Para lidiar con esta problemática los modelos de distribución de especies (SDMs) suponen una herramienta de gran utilidad.

El presente trabajo trata de analizar la distribución de *Asparagopsis armata* y para ello se propone alcanzar los siguientes objetivos: (1) Identificar las variables ambientales más relevantes a la hora de construir los modelos de distribución; (2) Analizar las implicaciones que tiene la utilización de diferentes conjuntos de datos biológicos (datos de presencias de la zona nativa vs datos de presencias globales); (3) Optimizar la configuración de los modelos de tal forma que los resultados de los mismos sean lo más robustos y precisos posibles; (4) Generar un modelo del hábitat potencial de la especie, basado en un ensamblado de diferentes modelos, que permita conocer su distribución histórica potencial; (5) Estudiar las variaciones en la distribución potencial de la especie inducidas por diferentes escenarios de cambio climático.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la consecución de los objetivos se ha planteado una metodología conformada por tres fases principales: (1) Selección de los predictores y filtrado de la información biológica obtenidos en bases de datos globales (Datos ambientales: Bio-ORACLE, MARSPEC; Datos biológicos: GBIF, OBIS); (2) Optimización de la configuración del modelo utilizando aspectos estadísticos y aspectos ecológicos; (3) Construcción del modelo de distribución geográfica de la especie a nivel global y de las proyecciones de cambio climático.

RESULTADOS

La selección de predictores resultó en un total de 4 variables: SST media, batimetría, rango de SST y salinidad. Las diferentes combinaciones de complejidad de los modelos preliminares apenas mostraron diferencias en cuanto a la capacidad predictiva, con valores bastante buenos del test AUC de forma general. El análisis de las curvas de respuesta junto con los mapas de distribución de la especie generados en los modelos preliminares permitió determinar que la utilización de los datos de presencias globales (vs los datos de la región nativa) conseguían mejores resultados.

Los mapas de distribución generados con el modelo resultado de la configuración optimizada mostraron el mapa de distribución potencial que se presenta en la Figura 1. Las proyecciones bajo los diferentes escenarios de cambio climático mostraron una migración de la especie hacia latitudes mayores tanto en el escenario de mitigación intermedia (RCP 4.5) como en el escenario de altas emisiones (RCP 8.5).

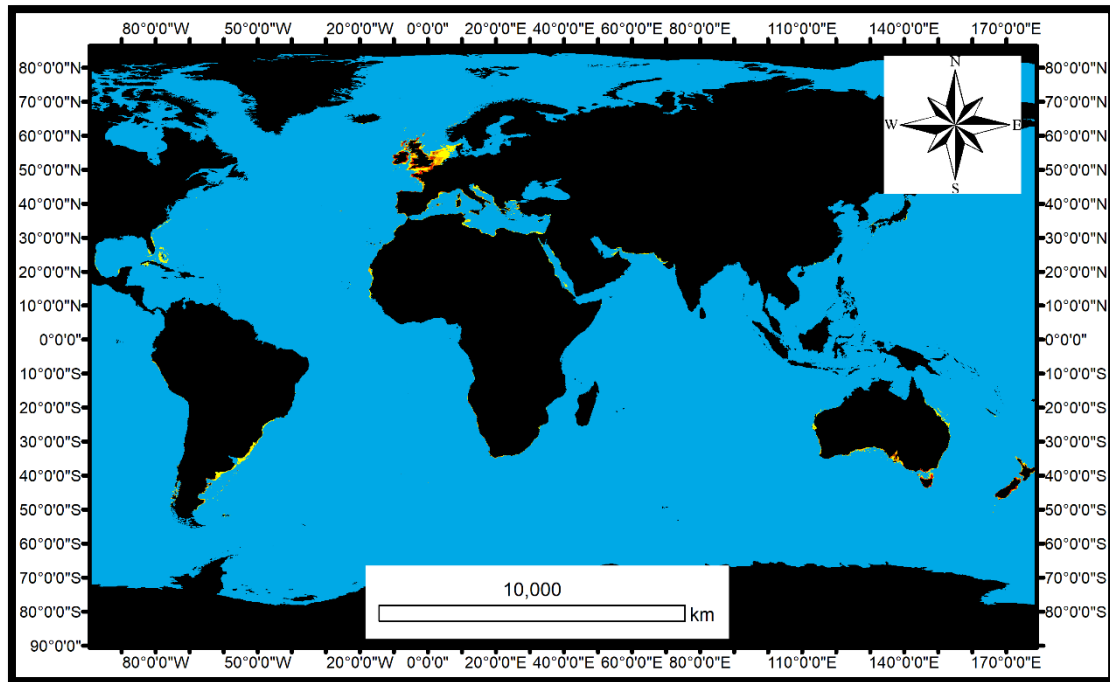


Figura 1. Distribución potencial histórica de la especie *A. armata*

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La utilización del conjunto de presencias globales, incluidas las de la zona invadida, supone una violación de uno de los principios en los que se basan este tipo de modelos de distribución: la especie se encuentra en equilibrio con el hábitat. Sin embargo, son muchos los autores que han defendido que la utilización de las presencias nativas cuando se ha producido una modificación del nicho durante el proceso de invasión obtiene peores resultados que utilizar las presencias globales a pesar de que suponga ignorar este principio. El número de predictores seleccionado, a pesar de que los criterios aplicados no eran muy restrictivos, ha sido reducido muy probablemente debido a la escala utilizada y a las características de la especie. Por último, el modelo optimizado muestra unos resultados bastante acordes con la distribución real de la especie con localizaciones dónde se ha comprobado, con otros estudios, la presencia de la especie. Los resultados de las proyecciones de cambio climático muestran la migración de la especie hacia latitudes mayores, lo que resulta complicado verificar teniendo en cuenta el potencial de adaptación y la plasticidad de *A. armata*.

ABSTRACT

INTRODUCTION AND OBJECTIVES

Coastal ecosystems have recently become one of the more disturbed environments in the world. Within the most important disturbances, biological invasions are considered a serious threat for global biodiversity. This, together with climate change, will be one of the biggest issues faced by environmental managers in the coming years. One of the most applied tools to deal with these problems are the Species Distribution Models (SDMs). SDMs work with different algorithms which allow us to better know the evolution in the potential distribution of invasive species.

The aim of this study is to analyze the potential distribution of the invasive species *Asparagopsis armata* as well as its projections under different climate change scenarios. This main objective is divided into 5 specific objectives: (1) Identify the most relevant environmental variables; (2) Implications of using different sets of biological data (presence data from the native range vs. global presence data); (3) Optimization of the models configuration; (4) Build an *Asparagopsis armata* distribution model, based on an ensemble of different models to analyze its potential distribution.; (5) Study the variations in the potential distribution of the species under different climate change scenarios.

MATERIAL AND METHODS

The methodology presented in this work to achieve the objective is divided into three main steps: (1) Selection of predictors and biological data processing (Environmental data obtained from Bio-ORACLE and MARSPEC databases; Biological data obtained from GBIF and OBIS databases); (2) Model configuration optimization by using different statistical and ecological criteria; (3) Building of the final distribution model and projection under two different climate change scenarios (RCP 4.5 y RCP 8.5).

RESULTS

Predictors selection resulted in a group of 4 variables: mean SST, bathymetry, SST range and salinity. Complexity combinations selected to run preliminary models did not show big differences in their predictive power evaluated with AUC test. The analysis of the response curves together with the analysis of the distribution maps determined that models built with presences from the global range obtained better results than models built with presences from the native range.

Asparagopsis armata potential distribution map generated with the previously optimized configuration is represented in Figure 1. Projections under different climate change scenarios showed a migration of the species towards higher latitudes both in the intermediate mitigation scenario (RCP 4.5) as in the high emissions scenario (RCP 8.5).

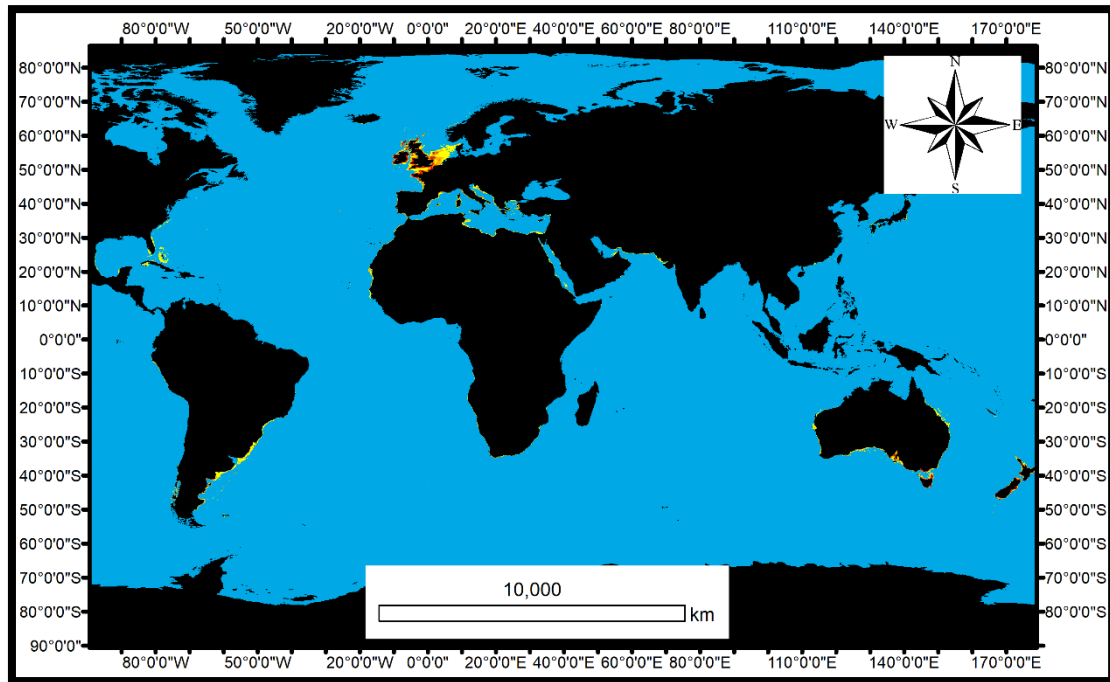


Figure 1. *Asparagopsis armata* potential distribution for the historical period.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Using the global range of presences, including those from the invaded range, supposes a violation of the equilibrium assumption. This assumption is one of the main principles of SDMs. However, many authors have argued that using only presences from the native range obtain worse results than using global range presences. This is attributed to the fact that during biological invasions the species niche could shift, so, the environmental variability changes in the invaded range. Predictors selection resulted in a very reduced group of predictors despite the criteria applied was not very restrictive. This could be a consequence of the scale or the species characteristics. Finally, the optimized model showed results quite consistent with the real distribution of the species according to different studies in which the presence of *Asparagopsis armata* was confirmed. The results of the climate change projections reflected a migration of the species towards greater latitudes, which is complicated to verify taking into account the adaptation potential and the plasticity of *A. armata*.

ÍNDICE DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS.....	4
3. <i>ASPARAGOPSIS ARMATA</i> HARVEY, 1855: ASPECTOS BIOLÓGICOS Y ECOLÓGICOS	5
4. MATERIAL Y MÉTODOS	7
4.1 Zona de estudio	7
4.2 Fase I: Selección de predictores y filtrado de los datos biológicos	7
4.2.1 Datos bióticos	7
4.2.2 Datos ambientales.....	10
4.3 Fase II: Optimización de la configuración.....	12
4.4 Fase III: Construcción del modelo de distribución y proyecciones de cambio climático.....	14
5. RESULTADOS	15
5.1 Selección de predictores	15
5.2 Optimización de la configuración.....	16
5.2.1 Configuración de los parámetros	16
5.2.2 Análisis de las curvas de respuesta de <i>A. armata</i>	18
5.2.3 Análisis de los mapas de distribución de <i>A. armata</i>	21
5.3 Modelo de distribución y proyecciones de cambio climático.....	25
6. DISCUSIÓN.....	33
7. CONCLUSIONES	37
8. REFERENCIAS	38

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas litorales son, sin lugar a dudas, uno de los ambientes naturales que mayor afección han sufrido por parte de las actividades humanas. Esto ha generado una serie de importantes cambios que podrían resumirse como una pérdida generalizada de la biodiversidad, motivada por los elevados niveles de contaminación, la alteración del hábitat, el cambio climático o la aparición de especies invasoras (Mineur et al., 2015). El presente estudio se centra especialmente en la problemática asociada a las especies invasoras.

El ratio de introducción de especies invasoras se ha visto incrementado en las últimas décadas como consecuencia de la globalización económica y de los mercados internacionales (Schaffelke y Hewitt, 2007). En cuanto a las algas marinas se refiere, algunos autores estiman que el número total de macroalgas invasoras oscila entre 163 (Siguan, 2002) y 260 (Schaffelke et al., 2006). Estudios a escala europea estiman que en esta región han aparecido más de 125 especies de macroalgas introducidas, de las cuales 54 son consideradas como invasoras (Mineur et al., 2015). Si comparamos el número de especies de macroalgas marinas introducidas en el continente europeo con el número global podríamos considerar Europa como un *hotspot* de recepción de especies no nativas. El principal motivo que convierte a Europa en un foco de especies introducidas radica en una importante infraestructura humana, el Canal de Suez, que da lugar a lo que se conoce como “*Erythrean invasion*” (Galil, 2006). Esto ha dado lugar a la llegada de especies procedentes del Mar Rojo como por ejemplo *Caulerpa scalpelliformis*, *Neomeris annulata* o *Rhodomyenia erythraea*. Sin embargo, en Europa también se pueden encontrar especies originarias de otras regiones más alejadas como es el caso del sargazo (*Sargassum muticum*) procedente de las costas de Japón y China (Engelen et al., 2015) o las especies *Asparagopsis armata* y *Asparagopsis taxiformis*, nativas de la región de Australasia (Dijoux et al., 2014).

El por qué se han convertido estas especies en uno de los principales problemas asociados a la conservación del medio ambiente radica en los potenciales impactos que pueden generar sobre los ecosistemas, así como sobre el medio socioeconómico. Son numerosos los estudios que han tratado de identificar y clasificar estos impactos (e.j. Grosholz, 2002; Ruiz et al., 1999; Schaffelke y Hewitt, 2007) que se pueden resumir en: competencia directa e indirecta con especies nativas, efectos sobre niveles tróficos

superiores (toxicidad, herbivorismo, etc.), modificaciones del hábitat, modificaciones en las funciones y procesos del ecosistema, efectos sobre la componente genética (hibridación, etc.) o impactos económicos y sociales (costes de gestión, problemas de salud, etc.)

Dentro de las especies de algas marinas invasoras, la especie *A. armata* es una de las más comunes en las costas españolas. Esta especie se caracteriza por la producción de compuesto orgánicos halogenados con una alta capacidad antibacteriana y antifúngica, lo que reduce significativamente el número de predadores y, por tanto, aumenta su potencial invasor (McConnell y Fenical, 1977). La especie es originaria del hemisferio sur y los primeros registros fuera de su distribución original datan del año 1923, en el Mar Mediterráneo (Feldmann y Feldmann, 1942), y de 1925 en el Golfo de Vizcaya (Blanchard et al., 2010). Tras casi 100 años de estos primeros registros la especie se encuentra ampliamente distribuida en las costas europeas.

Esta distribución muy probablemente seguirá variando en los próximos años, como consecuencia de las actividades humanas o el cambio climático. En cuanto a este último, ya existen evidencias de cómo está afectando a las comunidades marinas y, por tanto, a los servicios ecosistémicos que estas proveen (de la Hoz et al., 2019; Doney et al., 2011). Las predicciones del Quinto Informe del IPCC (IPCC, 2013) reflejan un aumento de la temperatura media del mar en torno a 0.11°C (0.09-0.13°C) por década en los primeros 75 metros de profundidad. En materia de invasiones marinas, esto no sólo supondría variaciones en el rango de los parámetros físicos que controlan la distribución de estas especies, sino que también tendría un importante efecto sobre las interacciones ecológicas existentes entre las especies nativas (Sorte et al., 2010). Esto se traduce, en muchos casos, en la aparición de nuevas oportunidades de colonización por parte de estas especies como consecuencia de alteraciones en la estructura de la comunidad (e.j. desaparición de depredadores, aparición de nuevos predadores, pérdida de relaciones simbióticas, etc.) (Mellin et al., 2016). En el caso de *A. armata* es probable que se produjese un aumento de su distribución hacia el norte en los próximos años.

Para conocer la distribución de una especie, cuál ha sido su evolución o cómo evolucionará en los próximos años los Modelos de Distribución de Especies (SDMs) resultan una herramienta más que interesante. Estos modelos se basan en la búsqueda de las relaciones existentes entre aspectos climáticos y datos conocidos de ocurrencia de

especies con el objetivo de definir aquellos conjuntos de condiciones bajo los cuales las especies pueden mantener poblaciones viables (Araújo y Townsend, 2012). A pesar de que en los últimos años el número de publicaciones en las que se aplican estos modelos se ha visto incrementado significativamente, tradicionalmente han existido dos importantes críticas: 1) Los modelos se basan en asunciones inverosímiles, como por ejemplo que la especie está en equilibrio total con el medio; 2) las proyecciones pueden ser contradictorias con los datos empíricos. Sin embargo, tal y como comentan Araujo y Townsend (2012) estas críticas normalmente se caracterizan por una falta de rigor conceptual, resultado de la confusión entre lo que el modelo realmente representa y lo que el investigador está tratando de representar o explicar. Actualmente existen numerosos estudios que tienen como objetivo reducir esta falta de rigor, a través de un mejor tratamiento de los datos e información de partida (e.j. Coro et al., 2015; Fielding y Bell, 1997), una mejor comprensión del tipo de modelo utilizado (e.j. Phillips et al., 2017) o una mejor interpretación de los resultados obtenidos (e.j. Araújo y Guisan, 2006).

Los SDMs más ampliamente utilizados se basan en diferentes algoritmos matemáticos que pueden ser clasificados de la siguiente forma (de la Hoz, 2019): “*envelope models*”, modelos basados en distancias, modelos de regresión, métodos de clasificación, métodos de “*machine learning*”, modelos de máxima entropía y, por último, técnicas de “*bagging*” y “*boosting*”. Los usos que se les ha dado a estos modelos son muy variados e incluyen el descubrimiento de nuevas especies, el análisis de los efectos del cambio climático en la distribución biogeográfica de las especies o la capacidad de colonización de nuevas áreas por especies invasoras, entre otros (Araújo y Townsend, 2012). En este último campo existe bastante controversia sobre cómo alimentar el modelo (qué datos utilizar, qué variables seleccionar, etc.) debido a que, al tratarse de especies invasoras, se viola una de las principales asunciones a la hora de desarrollar el modelo, al ser especies que no están en equilibrio con su entorno.

El presente estudio, con base en lo expuesto anteriormente, pretende responder a la necesidad de dar una visión general de la distribución mundial de la especie *Asparagopsis armata*, tanto bajo las condiciones ambientales actuales como bajo diferentes proyecciones de cambio climático. En este último sentido, es necesario identificar regiones críticas de invasión o por el contrario regiones en donde la invasión se reduce, que pueden resultar de gran utilidad como herramienta de gestión.

2. OBJETIVOS

El objetivo principal del presente estudio consiste en analizar la distribución potencial de la especie invasora *Asparagopsis armata* a nivel global, así como su evolución a largo plazo bajo diferentes escenarios de cambio climático.

Para alcanzar este objetivo general se han planteado una serie de objetivos específicos que se detallan a continuación:

- Identificar las variables ambientales más relevantes a la hora de construir los modelos de distribución.
- Analizar las implicaciones que tiene la utilización de diferentes conjuntos de datos biológicos (datos de presencias de la zona nativa vs datos de presencias globales).
- Optimizar la configuración de los modelos de tal forma que los resultados de los mismos sean lo más robustos y precisos posibles.
- Generar un modelo del hábitat potencial de la especie, basado en un ensamblado de diferentes modelos, que permita conocer su distribución histórica potencial.
- Estudiar las variaciones en la distribución potencial de la especie inducidas por diferentes escenarios de cambio climático.

3. ASPARAGOPSIS ARMATA HARVEY, 1855: ASPECTOS BIOLÓGICOS Y ECOLÓGICOS

Asparagopsis armata Harvey, 1855 es una especie de alga roja anual y oportunista, perteneciente a la familia de la Bonnemaisoneaceas. Se caracteriza por un ciclo de vida con dos fases diferenciadas: la gametofítica y la tetrasporofítica (Feldmann y Feldmann, 1939). La fase gametofítica puede alcanzar los 30 cm de longitud, con un eje principal cilíndrico en su parte inferior y con ramificación irregular en la parte superior (Figura 1a). Por otro lado, la fase tetrasporofítica, clasificada inicialmente como otra especie, *Falkenbergia rufolanosa*, se caracteriza por formar una mata de filamentos finos densamente ramificados, con un tamaño que no suele superar los 3 centímetros (Pacios et al., 2011) (Figura 1b). En los límites de su área de distribución el ciclo de vida no llega a completarse, debido a que la especie no es capaz de reproducirse sexualmente, tal y como indican Dixon y Irvine (1977).

Como se ha comentado previamente, la especie es originaria del Hemisferio Sur, concretamente de la costa sur de Australia y/o de la costa de Nueva Zelanda. En la actualidad, se encuentra ampliamente distribuida en la zona este del océano Atlántico, desde Noruega hasta Senegal, incluyendo las islas Canarias (Guiry y Dawes, 1992). Según el Catálogo Español de Especies Invasoras se cree que la especie fue introducida inicialmente en el continente europeo como consecuencia del comercio de ostras, aunque su expansión posterior fue debida a su facilidad para adherirse a los cascos de los barcos, a través de sus estructuras espinosas. Por estos motivos, es una especie que aparece en diferentes listas de especies exóticas invasoras como puede ser DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*) o SEBI (*Streamlined European Biodiversity Indicators*) a nivel europeo o el Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras a nivel nacional.

Normalmente, aparece descrita como una especie del submareal o del intermareal bajo. La temperatura es el principal factor limitante en su distribución con un rango entre 5-25°C y un óptimo entre 9-23°C. Se trata de un rango amplio, con bastante tolerancia a las bajas temperaturas. Si a todo esto, le unimos su alta capacidad para unirse a diferentes tipos de sustrato, incluso a objetos flotantes, es lógico pensar que se trate de una especie con un potencial invasor muy elevado (Orlando-Bonaca et al., 2017).

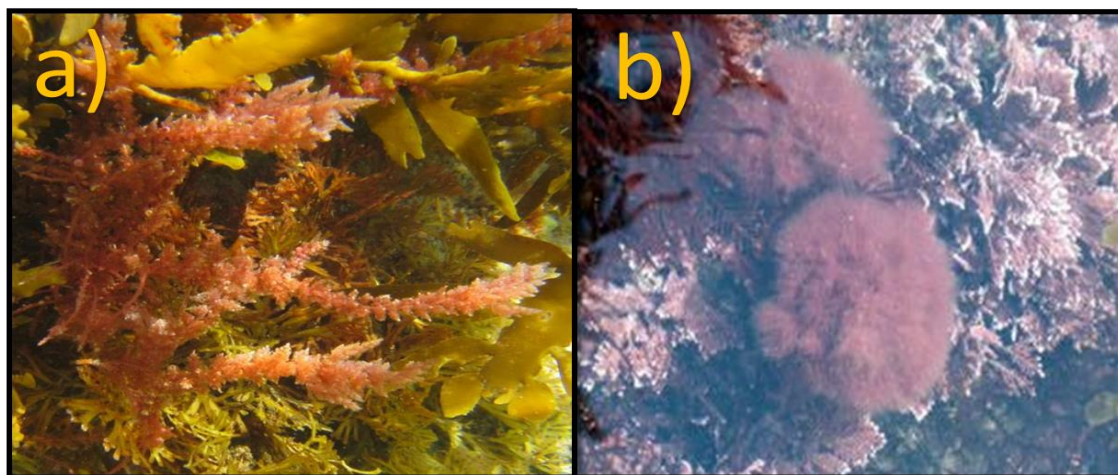


Figura 1. a) Fase gametofítica de *Asparagopsis armata*. **b)** Fase tetrasporofítica de *Asparagopsis armata* conocida como *Falkenbergia rufolanosa*. (Fuente: <https://www.gbif.org/>)

4. MATERIAL Y MÉTODOS

El modelado de la distribución de la especie *Asparagopsis armata* desarrollado para dar respuesta a los objetivos planteados anteriormente se ha basado en la metodología que se plantea a continuación (Figura 2), la cual está conformada por 3 fases:

- I. Fase 1: Selección de los predictores y filtrado de los datos biológicos (puntos de presencias). Este apartado recoge la obtención y procesado de la información ambiental y biológica.
- II. Fase 2: Optimización de la configuración. Esta fase trata de buscar el mejor ajuste de los parámetros que influyen en los resultados a partir de la construcción de una serie de modelos preliminares mediante el algoritmo de MAXENT (Phillips et al., 2006). Estos modelos han sido analizados y evaluados basándose tanto en aspectos estadísticos (diferentes métricas) como en aspectos ecológicos (rangos de tolerancia y distribución).
- III. Fase 3: Construcción del modelo de distribución y proyecciones de cambio climático. La distribución de *A. armata* se ha modelado utilizando la herramienta BIOMOD (Thuiller et al., 2009). Esta herramienta ensambla los resultados de diferentes modelos generados a partir de la configuración optimizada en la fase anterior. Finalmente, el modelo resultante se ha proyectado bajo dos escenarios de cambio climático.

4.1 Zona de estudio

El presente trabajo analiza el conjunto de todas las costas del planeta a una resolución espacial de 0.08° o lo que es lo mismo, celdas de 9.2 km de lado en el ecuador. Esto da lugar a una malla con un total de 6210845 puntos/celdas que cubren todos los océanos y mares del globo. Todos los puntos representan zonas acuáticas marinas.

4.2 Fase I: Selección de predictores y filtrado de los datos biológicos

4.2.1 Datos bióticos

La construcción del modelo de distribución de la especie *A. armata* requiere, en este caso, de datos de presencias de la misma. Las fuentes utilizadas para la obtención de esta información han sido dos: *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2019) y *Ocean Biogeographic Information System* (OBIS, 2019).

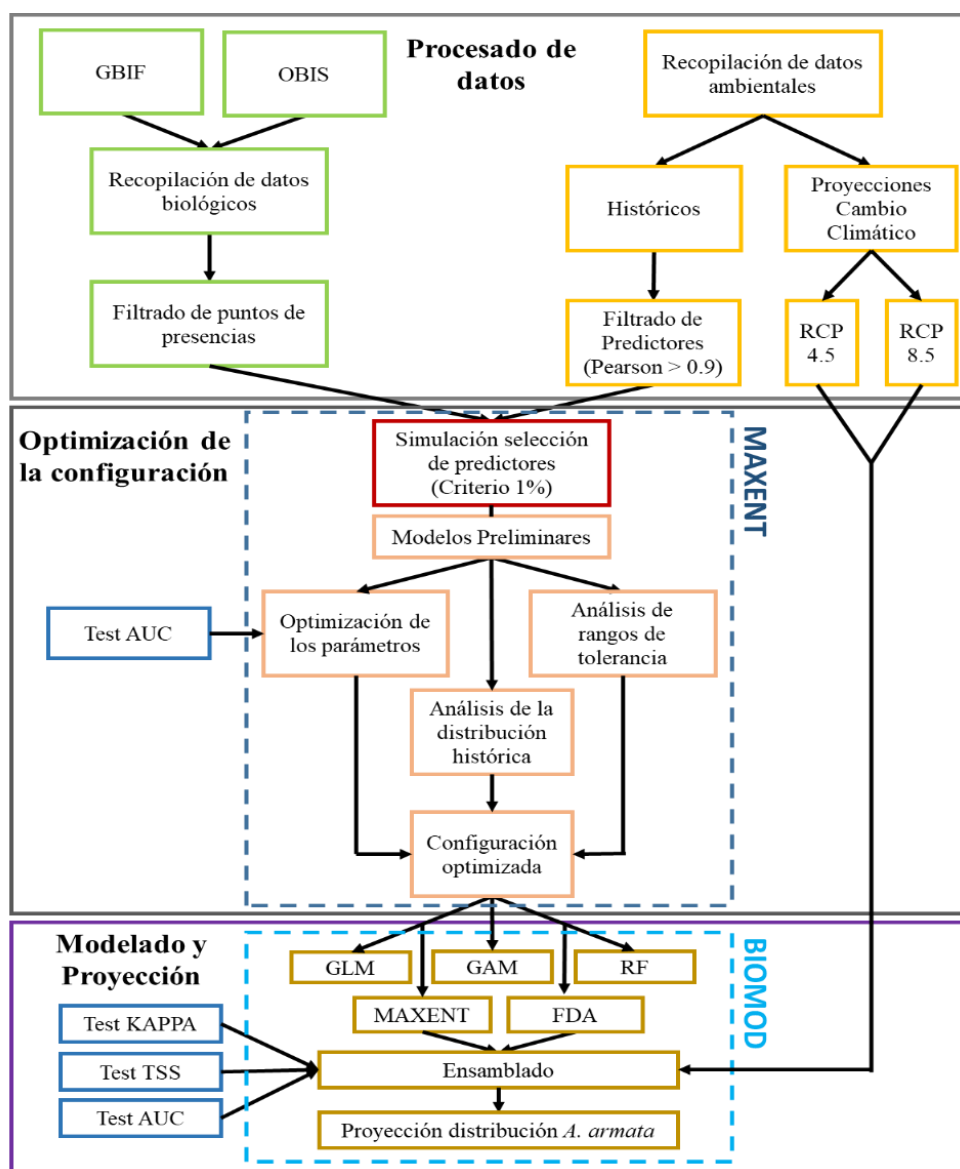


Figura 2. Flujo de trabajo de la metodología planteada en el presente estudio.

GBIF incluye un total de 2152 datos de ocurrencias desde el año 1967 hasta la actualidad, tanto de la región dónde la especie es nativa, como en la región dónde ha sido introducida. En esta base de datos la mayor parte de registros datan de los años 2000 en adelante. Por otro lado, la base de datos de OBIS incluye información de presencias en el intervalo de tiempo 1855-2017, con un total de 693 puntos de presencia. A pesar de que el intervalo de tiempo es más largo que para GBIF, la mayoría de los registros datan a partir del año 2000. Tanto los 2152 registros de GBIF como los 693 de OBIS se corresponden únicamente con datos de observación (dotados de información geográfica) y se han descartado aquellos especímenes conservados en museos (pues en muchos casos su información geográfica no es precisa). Los datos brutos se presentan en la Figura 3.

Los datos brutos se filtraron aplicando los siguientes criterios: 1) Eliminar todos aquellos puntos de presencia duplicados; 2) Considerar un único punto por celda de la malla de datos ambientales (resolución de 0.08°); 3) Reducir el sesgo espacial de muestreo; 4) Suprimir aquellos puntos que indicaban presencias a profundidades mayores de 50 metros. El primer filtro se realizó utilizando paquetes por defecto del software R (R Core Team, 2018), los dos siguientes con el paquete *spThin* (Aiello-Lammens et al., 2015), y el último aplicando el software ArcGIS® Desktop 10 versión 10.5.1. Con este proceso se consiguió reducir de 2845 puntos a un total de 991 tras la aplicación del primer filtro, que pasaron a ser 325 tras la aplicación del 2 y el tercero, para obtener un valor final de 255 puntos una vez completado el proceso. Finalmente, los datos de presencias se dividieron en dos regiones en función de si el punto se encontraba en localidades dónde la especie es nativa o en localidades que ha invadido (Figura 4).

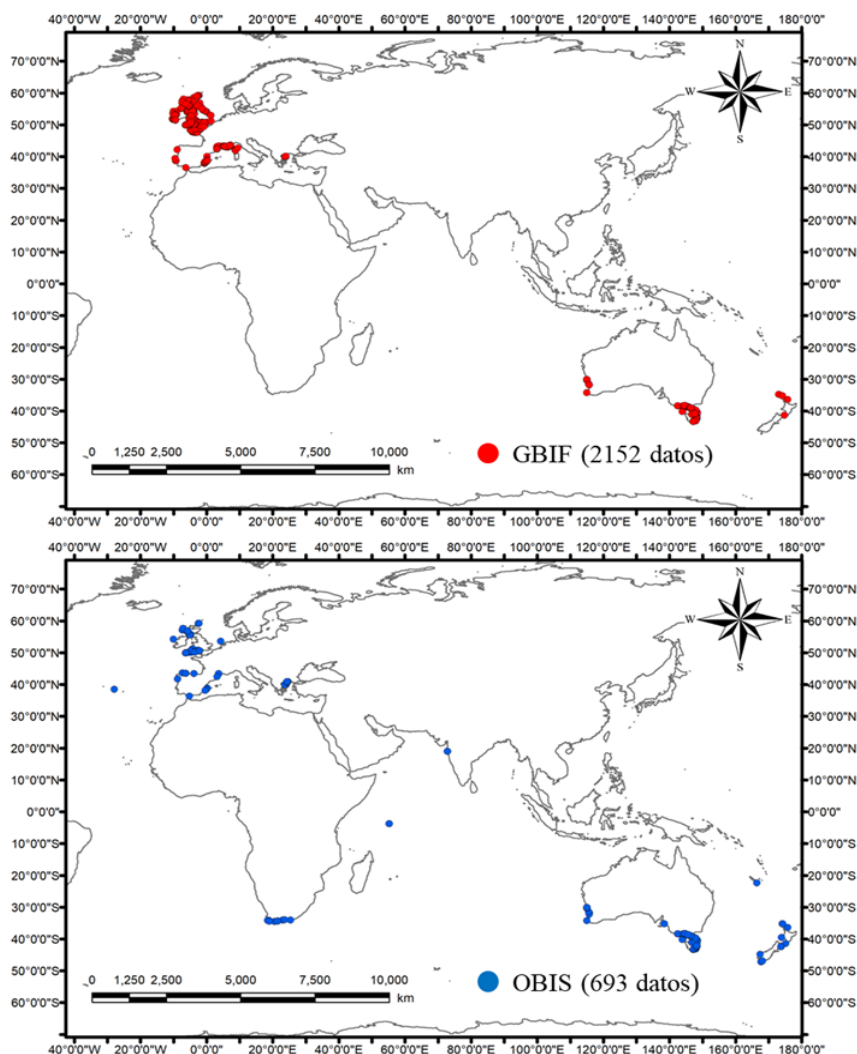


Figura 3. Mapas de distribución espacial de los registros de presencia de la especie *A. armata* en las bases de datos GBIF (Arriba) y OBIS (Abajo).

Como primera aproximación, se realizaron pruebas para determinar qué porcentaje de datos usar para entrenar el modelo (*training*) y cual dedicar a probar su capacidad predictiva (*test*). Se probaron las siguientes combinaciones: 50/50% (Verbruggen et al., 2013), 70/30% (de la Hoz et al., 2019) y 75/25% (Zhang et al., 2019). El modelo no parecía ser muy sensible a variaciones en estos parámetros, por lo que se consideró que un 75% de las presencias era un número representativo para realizar el *training* del modelo, dejando el 25% restante para el *test*.

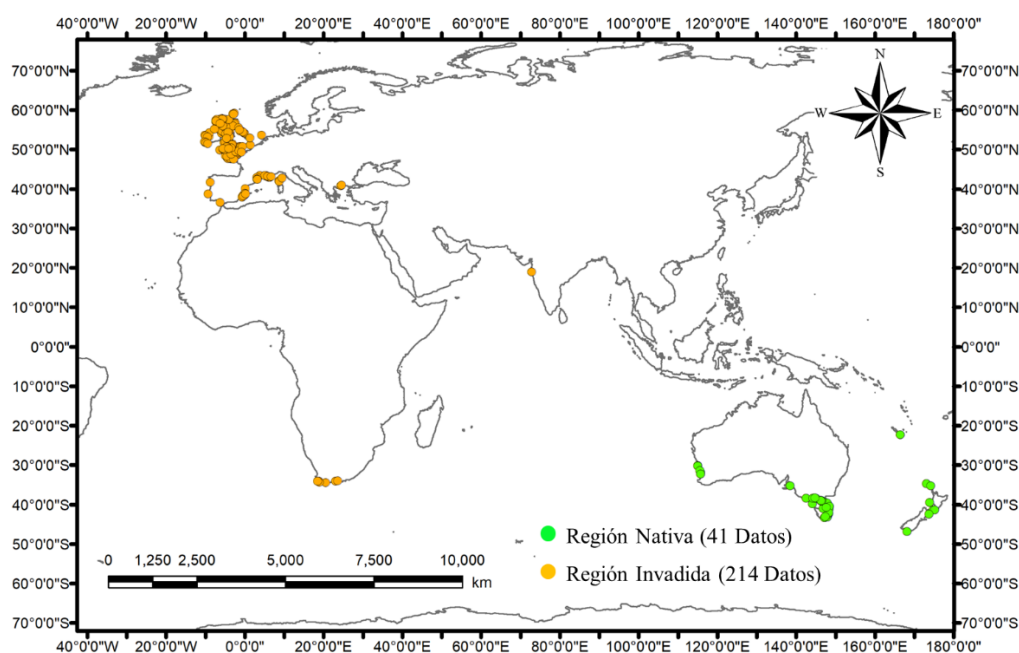


Figura 4. Mapas de distribución espacial de los registros filtrados de presencia de la especie *A. armata* tanto en la región nativa como en la invadida.

4.2.2 Datos ambientales

La información referente a las variables ambientales con las que se ha realizado el estudio se obtuvieron de las bases de datos Bio-ORACLE (Assis et al., 2018; Tyberghein et al., 2012) y MARSPEC (Sbrocco y Barber, 2013) para cada uno de los puntos de la malla comentada en el apartado 4.1.1. Los datos descargados de Bio-ORACLE se corresponden con información ambiental actual (generada a partir de las medias mensuales del periodo de tiempo 2000-2014) y con información proyectada correspondiente a los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5 (IPCC, 2013) para el año 2100 (a largo plazo).

El escenario RCP 4.5 se corresponde, a grandes rasgos, con una situación de mitigación intermedia de la contaminación; mientras que el RCP 8.5 se corresponde con un escenario dónde las emisiones de gases de efecto invernadero y otros contaminantes son elevadas. Utilizar el año 2100 como horizonte nos permite analizar los resultados desde un punto de vista más conservador que si se utilizasen otros horizontes más a corto plazo como por ejemplo el año 2050.

Las variables ambientales que se descargaron de la base de datos fueron seleccionadas teniendo en cuenta las características biológicas y ecológicas de la especie. Para esto se utilizaron como referencia los estudios de Guiry y Dawes (1992) o Mata et al. (2006), dónde se analiza el crecimiento de *A. armata* bajo diferentes condiciones de temperatura, luz y nutrientes; y los estudios morfológicos y ecofisiológicos de Ní Chualáin et al. (2004). En total se obtuvieron 11 variables ambientales, de las cuales únicamente se proyectaron 5 bajo los diferentes escenarios de cambio climático (Tabla 1). Tal y como se recomienda en muchos estudios acerca de los SDMs (e.j.: Merow et al., 2013), es conveniente analizar si existen correlaciones entre las variables o predictores y eliminar aquellos correlacionados (a no ser que tengan una relevancia ecológica importante). Para esto se utilizó el paquete de R *sdmpredictors* (Bosch, 2017).

Tabla 1. Variables ambientales seleccionadas de las bases de datos consideradas.

Variable	Fuente	Unidades	Dato Histórico	Dato Proyectado
Salinidad	Bio-ORACLE	-	Sí	Sí
SST Máxima	Bio-ORACLE	°C	Sí	Sí
SST Media	Bio-ORACLE	°C	Sí	Sí
SST Mínima	Bio-ORACLE	°C	Sí	Sí
Rango de SST	Bio-ORACLE	°C	Sí	Sí
Batimetría	MARSPEC	M	Sí	No
PAR Máximo	Bio-ORACLE	Einstein /m ² /día	Sí	No
PAR Mínimo	Bio-ORACLE	Einstein /m ² /día	Sí	No
Nitratos	Bio-ORACLE	μmol/L	Sí	No
Fosfatos	Bio-ORACLE	μmol/L	Sí	No
Oxígeno Disuelto	Bio-ORACLE	mL/L	Sí	No

SST = *Sea Surface Temperature* (Temperatura de la Superficie del Mar)

PAR = *Photosynthetically Active Radiation* (Radiación Fotosintéticamente Activa)

4.3 Fase II: Optimización de la configuración

La optimización de la configuración de los diferentes parámetros de los modelos de distribución de la especie *A. armata* (modelos preliminares) se realizó utilizando únicamente el software MAXENT (Phillips et al., 2006), dado que es uno de los modelos más ampliamente utilizados, está demostrado su buen funcionamiento y el tiempo de computación no supone un factor limitante (a diferencia del ensamblado dónde el coste computacional es muy alto). Esta configuración ha servido de base posteriormente en la construcción del modelo definitivo y en la proyección bajo los diferentes escenarios de cambio climático (Fase 3).

Tal y como se indica en estudios centrados en la optimización de estos modelos, los parámetros con más influencia sobre los resultados son: la selección de los datos de *background*, la complejidad del modelo, la regularización, la selección de predictores y la eliminación del sesgo espacial de muestreo (Elith et al., 2011; Merow et al., 2013; Verbruggen et al., 2013). Además, en el caso de especies invasoras otro aspecto que resulta crítico en la calidad de los modelos es la selección de las presencias a utilizar. De este modo, se plantea la cuestión de si utilizar las presencias de la región nativa (supuestamente en equilibrio) o el conjunto global de presencias (probablemente no estén en equilibrio, pero captan toda la variabilidad) (Verbruggen et al., 2013). A continuación, se especifica el procedimiento seguido en el proceso de optimización:

Selección de parámetros

Tanto la reducción del sesgo espacial de muestreo como la selección de predictores son dos aspectos que ya han sido considerados en los apartados 4.1.2 y 4.1.3. Sin embargo, la selección de predictores requiere un último ajuste que no puede realizarse sin haber ejecutado el modelo por primera vez. En concreto se decidió descartar aquellas variables predictoras que no aportaran más de un 1% (Tanner et al., 2017) en la construcción del modelo.

Factor de regularización

Por otro lado, para valorar el efecto que tenía la regularización sobre la salida del modelo se construyeron modelos preliminares utilizando diferentes valores multiplicadores de la regularización. De este modo, los valores más bajos están

representando modelos más estrictos que podrían dar problemas de *overfitting*, mientras que valores altos dan lugar a modelos más flexibles pero que pueden derivar en predicciones con poca capacidad discriminativa (Phillips et al., 2006). Siguiendo las recomendaciones propuestas en Warren y Seifert (2011) y Shcheglovitova y Anderson (2013) se utilizaron multiplicadores de 0.75, 1, 2, 5, 10 y 15.

Evaluación de la complejidad

Por último, se evaluó la complejidad, que viene determinada por lo que en MAXENT se denominan *features*. Se probó utilizando la configuración por defecto y una configuración predefinida como complejidad intermedia que utiliza los siguientes *features*: ‘*linear*’, ‘*quadratic*’ y ‘*hinge*’. La configuración por defecto varía de la siguiente forma en función del número de presencias (Phillips y Dudík, 2008): de 2 a 9 puntos (‘*linear*’ y ‘*category*’), de 10 a 79 (‘*hinge*’, ‘*linear*’, ‘*category*’ y ‘*quadratic*’) y a partir de 80 (‘*hinge*’, ‘*linear*’, ‘*category*’, ‘*quadratic*’, ‘*threshold*’ y ‘*product*’). Los datos de *background* (o pseudo-ausencias) se tomaron en 10.000 puntos elegidos de forma totalmente aleatoria entre el conjunto de datos ambientales, sin solapar las presencias.

Selección de los datos nativos vs globales

La selección de los datos finales de presencias (nativos vs. globales) con los que alimentar el modelo definitivo se realizó mediante un análisis de los rangos de tolerancia (curvas de respuesta) de la especie *A. armata* para cada una de las variables ambientales seleccionadas con anterioridad, así como de los mapas de distribución. Tanto las curvas como los mapas analizados son resultado del modelo preliminar elaborado en MAXENT utilizando la configuración considerada como óptima.

Evaluación de los modelos

Para la evaluación del modelo se tuvo en cuenta el “área bajo la curva ROC” (AUC). Esta métrica evalúa las probabilidades de presencia frente a las observaciones de presencia-ausencia (Hanley y McNeil, 1982). El AUC varía desde 0.5, que indica que las predicciones del modelo no son mejores que una predicción completamente por azar, y 1, que se corresponde con la predicción perfecta. Generalmente, en función de su AUC, los modelos se clasifican como: “muy buenos” (AUC>0.9), “razonables” (0.7<AUC<0.9) o “poco precisos” (AUC<0.7) (Araújo y Pearson, 2005).

4.4 Fase III: Construcción del modelo de distribución y proyecciones de cambio climático

El modelado utilizando el algoritmo de MAXENT propuesto en el apartado anterior ha definido la configuración definitiva que se va a utilizar para la generación del modelo final, así como de las proyecciones bajo los diferentes escenarios de cambio climático. Este modelo definitivo va a consistir en un ensamblado de diferentes algoritmos de predicción (frecuentemente utilizados en este tipo de estudios) con el objetivo de mejorar la precisión en las predicciones y reducir el sesgo asociado a cada uno de los modelos por separado (Araújo y New, 2007; Shrestha et al., 2018). De la configuración optimizada algunos aspectos afectan al conjunto de modelos que se van a plantear a continuación, y otros son exclusivos de MAXENT.

En el presente trabajo el ensamblado de modelos se ha realizado utilizando el paquete de R BIOMOD2 (Thuiller et al., 2009). Este está basado en un conjunto de 5 algoritmos formado por 2 métodos de regresión (Generalized Linear Model (GLM) (McCullagh y Nelder, 1989) y Generalized Additive Model (GAM) (Hastie y Tibshirani, 1990)), 1 método de “*machine learning*” (Random Forest (RF) (Breiman, 2001)), 1 método de clasificación (Flexible Discriminant Analysis (FDA) (Hastie et al., 1994)) y el algoritmo de MAXENT (Phillips et al., 2006). Se realizaron un total de 10 ejecuciones por algoritmo, lo que da lugar a un total de 50 modelos diferentes.

Para evaluar los modelos, además del AUC, se utilizó como métrica el TSS (*True Skill Statistics*) (Allouche et al., 2006). Esta métrica varía desde 0 (similar al 0.5 del AUC) a 1 (predicción perfecta). Se considera como modelos “pobres” aquellos con TSS por debajo de 0.4, “buenos” entre 0.4 y 0.8 y “excelentes” por encima de 0.8. Como criterio para realizar el ensamblado de los diferentes algoritmos se estableció un valor arbitrario de TSS de 0.5. De esta forma se escogen los algoritmos que al menos estén clasificados como buenos, aunque no existe una base establecida para la selección de este criterio (Gallien et al., 2012). De forma complementaria, se utilizó la métrica KAPPA (Allouche et al., 2006) con el objetivo de mejorar la evaluación de la capacidad predictiva.

5. RESULTADOS

Los resultados obtenidos se presentan de acuerdo al orden establecido en la metodología: (1) Selección de predictores ambientales; (2) Optimización de la configuración (selección de la configuración, análisis de las curvas de respuesta de la especie y análisis de la distribución actual); (3) Elaboración del modelo de distribución y proyección.

5.1 Selección de predictores

El primer criterio fue seleccionar aquellas variables no correlacionadas entre sí (Pearson < 0.9), y de entre cada par de variables correlacionadas entre sí (Pearson > 0.9), aquella con un menor significado ecológico. Los resultados de este análisis de correlación (Tabla I del Anexo I) determinaron que el número de variables ambientales que se debían considerar pasa de 11 elegidas a priori a un total de 7 variables. En concreto se descartaron la SST máxima y mínima por estar correlacionadas entre sí y con la SST media, el oxígeno disuelto por estar correlacionado con las temperaturas y de los nutrientes (fosfatos y nitratos), al estar correlacionados entre sí, se decidió descartar los nitratos por contribuir en menor medida al modelo preliminar.

El segundo criterio de selección fue construir un modelo preliminar en MAXENT con los datos ambientales no correlacionados y con los datos bióticos de los dos modelos que se pretenden construir: uno con datos de presencias limitadas a la zona dónde *A. armata* es originaria (zona nativa) y otro con el conjunto de datos de presencias de la especie (tanto de la zona nativa como la zona invadida). Los resultados obtenidos en cuanto a la contribución de cada variable se representan en la Tabla 2.

Tabla 2. Contribución de cada una de las variables ambientales a los modelos preliminares generados con datos biológicos de la zona nativa (Nativo) o con el conjunto de datos biológicos obtenidos (Global).

Variable	Contribución (Global) (%)	Contribución (Nativo) (%)
Batimetría	67.8	57.7
SST Media	27.8	31.1
Rango de SST	2.9	8
Salinidad	1	0.7
Fosfatos	0.3	1.7
PAR Máximo	0.2	0.6
PAR Medio	0	0.3

En esta tabla se observa cómo claramente la distribución de la especie está controlada prácticamente por una variable, la batimetría. Este resultado es completamente lógico, ya que *A. armata* es una especie que se encuentra en una franja de escasa profundidad frente a profundidades elevadas del océano. Por ello, se planteó el interrogante de si la batimetría estaba enmascarando el efecto de otras variables ambientales sobre el modelo. Para reducir esta incertidumbre se decidió generar un segundo modelo preliminar descartando la batimetría como variable, y considerarla posteriormente como una máscara sobre los resultados de distribución obtenida. La contribución de cada uno de los parámetros al descartar la batimetría se presenta en la Tabla 3.

Tabla 3. Contribución de cada una de las variables ambientales, tras descartar la batimetría, a los modelos preliminares generados con datos biológicos de la zona nativa (Nativo) o con el conjunto de datos biológicos obtenidos (Global).

Variable	Contribución (Global) (%)	Contribución (Nativo) (%)
SST Media	41.7	57.7
Rango de SST	44.1	7.6
Salinidad	4.7	1
Fosfatos	5.5	18.7
PAR Máximo	3.7	15
PAR Medio	0.3	0

Finalmente, con base en los resultados obtenidos, se decidió utilizar como predictores aquellas variables que superan el criterio del 1% en el modelo preliminar, incluyendo la batimetría. Esto se debe a que, al eliminar la batimetría, únicamente aumentaría el número de variables en uno, y, además, los pesos de las variables que entrarían son muy bajos, por lo que su aportación al modelo es más bien nula.

5.2 Optimización de la configuración

5.2.1 Configuración de los parámetros

La obtención de unos buenos resultados, tal y como se indica en la metodología, está demostrado que es muy dependiente de la configuración de los parámetros del software, que, a su vez, es dependiente de los datos disponibles. Muchos de los parámetros mencionados pueden ser modificados previamente a la realización del modelo, sin embargo, este apartado se centra en aquellos parámetros que es necesario optimizar mediante simulaciones preliminares. Es el caso del multiplicador de la

regularización y de los parámetros de complejidad del modelo. Los modelos preliminares contruidos para maximizar la calidad de la configuración se basaron en las variables ambientales seleccionadas en el apartado anterior. La determinación de la mejor configuración se basó en los valores de la métrica AUC (Tabla 4) y en un análisis de los mapas de distribución obtenidos.

Los resultados del test AUC reflejan que cualquiera de las configuraciones proporciona valores altos, que clasificarían el modelo como “muy bueno”. Estos altos valores reflejan una elevada capacidad predictiva del modelo y parecen ser consecuencia del pretratamiento de la información seleccionado (eliminación de duplicados, reducción del sesgo, selección de predictores, etc.). En cuanto a los parámetros que se están considerando en este apartado (regularizador y complejidad) se observa que las diferencias son inexistentes en valores bajos del regularizador, dónde se consigue los valores de AUC más altos, pero que empeoran por encima de 5. En cuanto a la complejidad, no parece afectar demasiado a los modelos generados. En el caso del modelo con datos nativos la configuración por defecto y la modificada son iguales debido a que el número de muestras impide que se tenga en cuenta el factor *product*. Este factor sí que aparece en la configuración por defecto del modelo con el conjunto global de datos de presencias de la especie, pero no parece introducir variaciones de la AUC significativas.

Tabla 4. Test de AUC para los modelos preliminares destinados a la evaluación de los parámetros. La configuración de complejidad por defecto incluye los factores *linear*, *quadratic*, *hinge* y *product*, mientras que la modificada elimina el factor *product*.

		Área Bajo la Curva ROC (AUC)			
		Complejidad (Nativo)		Complejidad (Global)	
		Por defecto	Modificada	Por defecto	Modificada
Multiplicador del Regularizador	0.75	0.998	0.998	0.989	0.990
	1	0.998	0.998	0.989	0.990
	2	0.998	0.998	0.989	0.990
	5	0.997	0.997	0.987	0.989
	10	0.995	0.995	0.985	0.988
	15	0.991	0.991	0.984	0.987

A pesar de que el test AUC refleja valores bastante buenos para todas las configuraciones, el análisis de los mapas de distribución (Anexo II) no parece corroborarlos. Mientras que la complejidad no induce cambios aparentes en la

distribución, el multiplicador del regularizador, por el contrario, muestra distribuciones con importantes diferencias. Estas diferencias no son notables entre los valores de 0.75 y 1, aumentando ligeramente la distribución con el valor de 2. Sin embargo, a partir de 5 los mapas comienzan a representar distribuciones bastante distorsionadas, que dan valores de posibilidad de presencia de la especie en zonas dónde es imposible que aparezca, debido, por ejemplo, a la profundidad de la columna de agua. En base a esto, en las fases posteriores se ha utilizado una configuración con un regularizador de 1 y una complejidad formada por las *features hinge, linear y quadratic* (modificada).

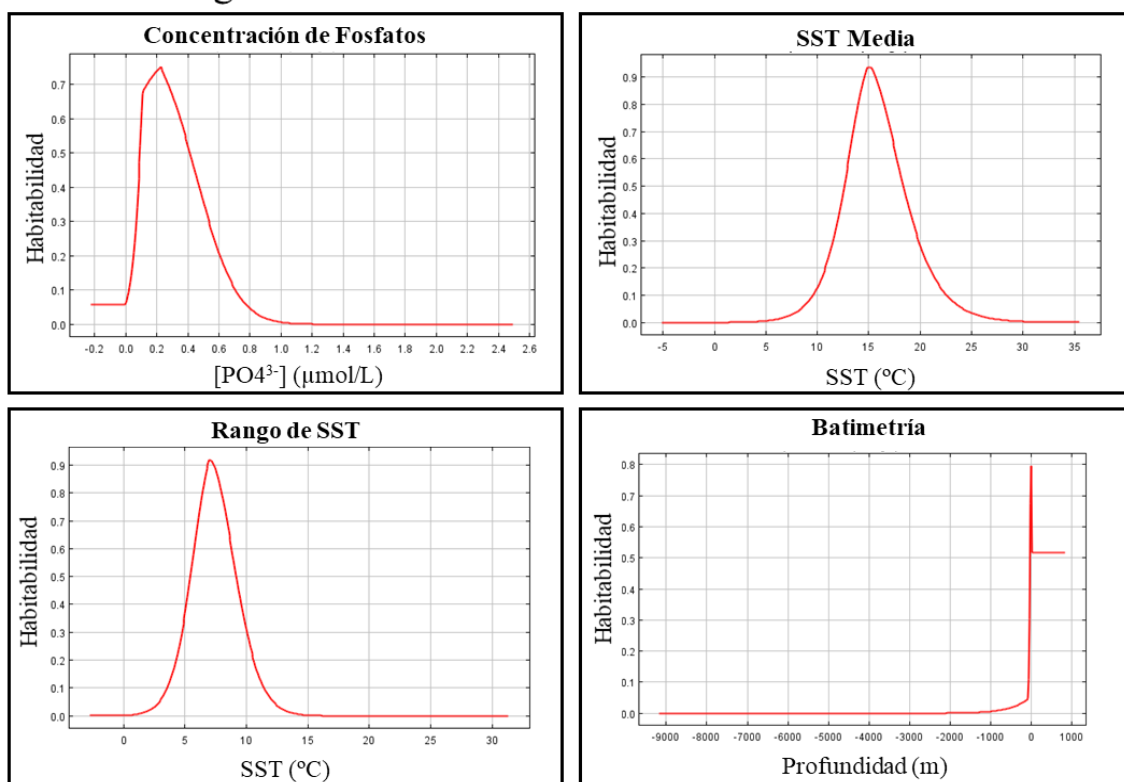
5.2.2 Análisis de las curvas de respuesta de *A. armata*

Las curvas de respuesta obtenidas al generar los modelos con MAXENT fueron analizadas para cada modelo planteado, utilizando la configuración definitiva seleccionada en apartados anteriores. En concreto, se analizaron dos modelos, uno utilizando las presencias de la zona nativa y otro utilizando las presencias globales. Aunque ambos modelos están representando la distribución de *A. armata*, al ser alimentados con diferentes datos, es necesario analizarlos por separado, como dos modelos completamente independientes. Sin embargo, al tratarse de la misma especie, muchas de las variables del modelo son las mismas y, por tanto, pueden ser comparadas.

La Figura 5 recoge las curvas de respuesta de las variables consideradas para cada uno de los modelos. De las 4 variables que se han tenido en cuenta ambos modelos, se observa que 3 variables son comunes (SST media, rango de SST y batimetría), mientras que difieren en una (salinidad o fosfatos). El análisis individualizado de cada una de las variables se ha realizado en función del peso que tiene cada una de las mismas dentro del modelo.

En ambos modelos la contribución más importante corresponde a la batimetría. Esto es lógico, ya que como se puede observar en su curva de respuesta la especie está limitada a los primeros metros de la zona submareal. Es complicado detectar cuales son su óptimo y su límite de profundidad debido a que las curvas de respuesta son generadas a esa escala por defecto en el modelo y no pueden ser modificadas. Sin embargo, teniendo en cuenta que las presencias fueron filtradas eliminando aquellas por encima de 50 metros este valor debería representar su límite si el modelo está funcionando correctamente, que por el resto de resultados obtenidos parece ser así. En cuanto al óptimo habría que recurrir a la bibliografía.

Datos biológicos en la zona nativa



Datos biológicos globales

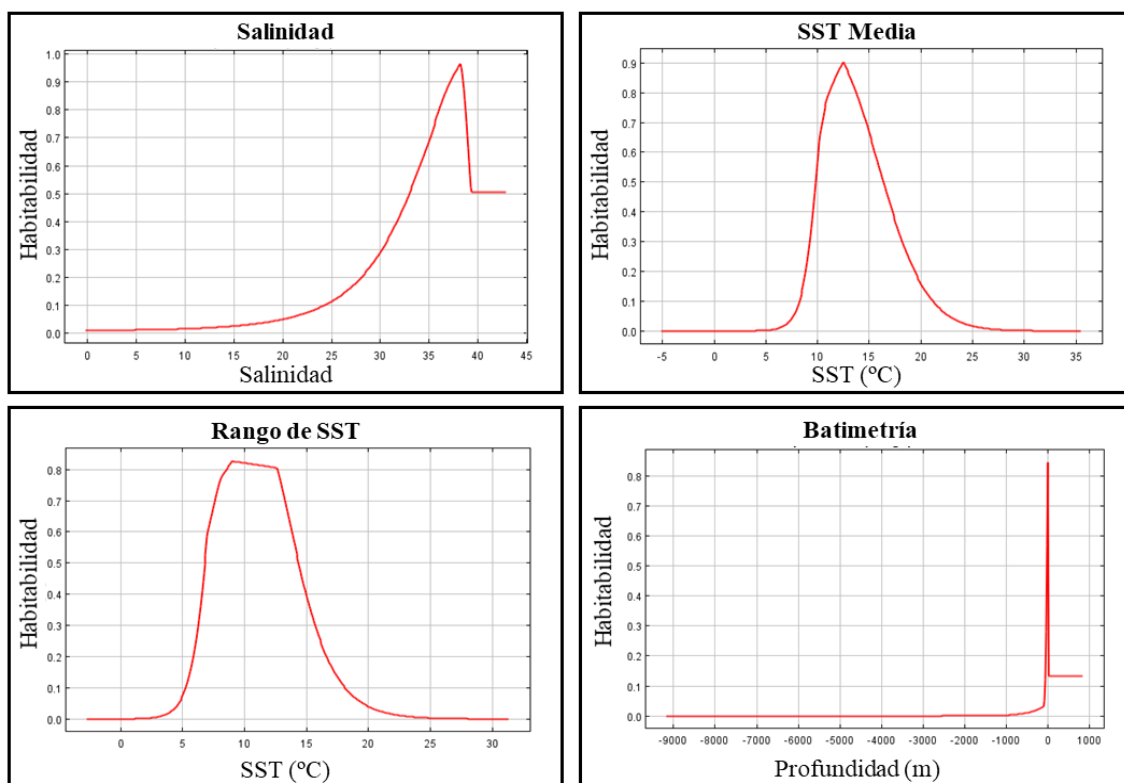


Figura 5. Curvas de respuesta para cada uno de los modelos generados. En la parte de arriba las variables del modelo generado con presencias de la zona nativa y en la parte de abajo el modelo generado con el conjunto global de presencias.

La siguiente variable en peso de contribución al modelo es la temperatura media superficial del mar (SST media). Esta variable, desde el punto de vista de la distribución de la especie, es quizá la más interesante. En el modelo generado con datos de presencias en la zona nativa se observa que la temperatura óptima de *A. armata* se encuentra en torno a los 15°C. Se pueden encontrar presencias también, aunque con menor probabilidad hasta los 10°C como límite inferior y hasta los 22.5°C como límite superior. Esto parece indicar que la especie es más tolerante a las temperaturas más cálidas, mientras que la respuesta cuando baja la temperatura es ligeramente más brusca. En cuanto al modelo generado con las presencias globales, se observa un óptimo de temperatura ligeramente desplazado hacia la izquierda con respecto al anterior, en torno a los 12.5°C. Al trabajar con muchos más datos de presencias el rango entre el máximo y el mínimo es también mayor, con una temperatura de 7.5°C como límite inferior, y una superior que permanece similar al modelo anterior (22.5°C). Es muy posible que estos resultados estén indicando un fenómeno de adaptación de la especie a unas aguas con temperaturas más frías, especialmente en la zona noreste del Atlántico. Además, al ser una especie invasora de la que se tienen registros en zonas alóctonas desde hace casi 100 años, es muy probable que en estos casos el grado de adaptación sea alto. En este sentido, el modelo generado con el conjunto presencias se considera más adecuado para captar la distribución actual de la especie, ya que es capaz de recoger la variabilidad completa de temperatura en la que se puede desarrollar la especie.

La variable considerada a continuación es el rango de SST. En el modelo elaborado con las presencias de la zona nativa se observa que la especie desarrolla su actividad en zonas con variaciones de la temperatura de entre 5 y 10°C, con una situación óptima de variaciones en torno a 7.5°C. Por el contrario, las variaciones de temperatura para el modelo elaborado con los datos globales de presencias oscilan entre 5 y casi 20°C. Esto es otro rasgo diferenciador, ya que la especie en su zona nativa parece preferir variaciones más pequeñas de temperatura que las que existen al tener en cuenta el conjunto de datos.

Las dos últimas variables que quedan por analizar son independientes para cada uno de los modelos y, por tanto, no dejan lugar para comparaciones entre ambos. Además de suponer una pequeña contribución al modelo, la información que aportan estas variables sobre la distribución de *A. armata* no resulta demasiado relevante. Por un lado, en el modelo global la salinidad nos está indicando que la mayor parte de las posibles

presencias se encuentran en torno a un valor de salinidad de 37, lo cual, aunque es ligeramente elevado, es bastante lógico tratándose de agua de mar. En cuanto a la concentración de fosfatos, en el caso del modelo de presencias nativas, parece indicar que se encuentra en zonas donde la concentración de este nutriente es baja. Podría estar indicando una preferencia por aguas limpias, aunque tampoco parece un dato que permita extraer conclusiones determinantes.

5.2.3 Análisis de los mapas de distribución de *A. armata*

Este apartado recoge el estudio de los mapas de distribución generados en los modelos preliminares (con la configuración definitiva) junto con las curvas de respuesta que se han presentado anteriormente. Estos mapas muestran la distribución de la especie *A. armata* en todo el planeta. Teniendo en cuenta que las dimensiones de los mapas en este documento no permiten captar todos los patrones que se presentan, se ha decidido hacer zoom en 4 zonas concretas con el objetivo de mejorar su visualización (Figuras 6 y 7). En concreto las zonas detalladas son una región del Atlántico norte que engloba todas las costas desde el norte de África hasta Noruega incluyendo el mar Mediterráneo; las costas del sur de África, con especial importancia en Sudáfrica; la mitad sur de Sudamérica; y las islas de Australia y Nueva Zelanda.

El modelo alimentado únicamente con datos de presencias nativas (Figura 7) parece estar prediciendo correctamente ya que detecta como áreas potenciales zonas dónde efectivamente podemos encontrar la especie en la actualidad (tal y como se deduce de los mapas de presencias globales). Sin embargo, algunas zonas como el mar Mediterráneo o la costa norte de Inglaterra dónde existen datos de presencias en la actualidad no son captadas por este modelo o son captadas con probabilidades de presencia muy pequeñas (por debajo de 0.4), por lo que fueron descartadas. Estos resultados además permitieron descartar la existencia de *overfitting* en el modelo, ya que los resultados de AUC tan altos y los escasos datos de presencias con los que se trabajó parecían estar indicando la ocurrencia de este fenómeno previamente al análisis de estos mapas.

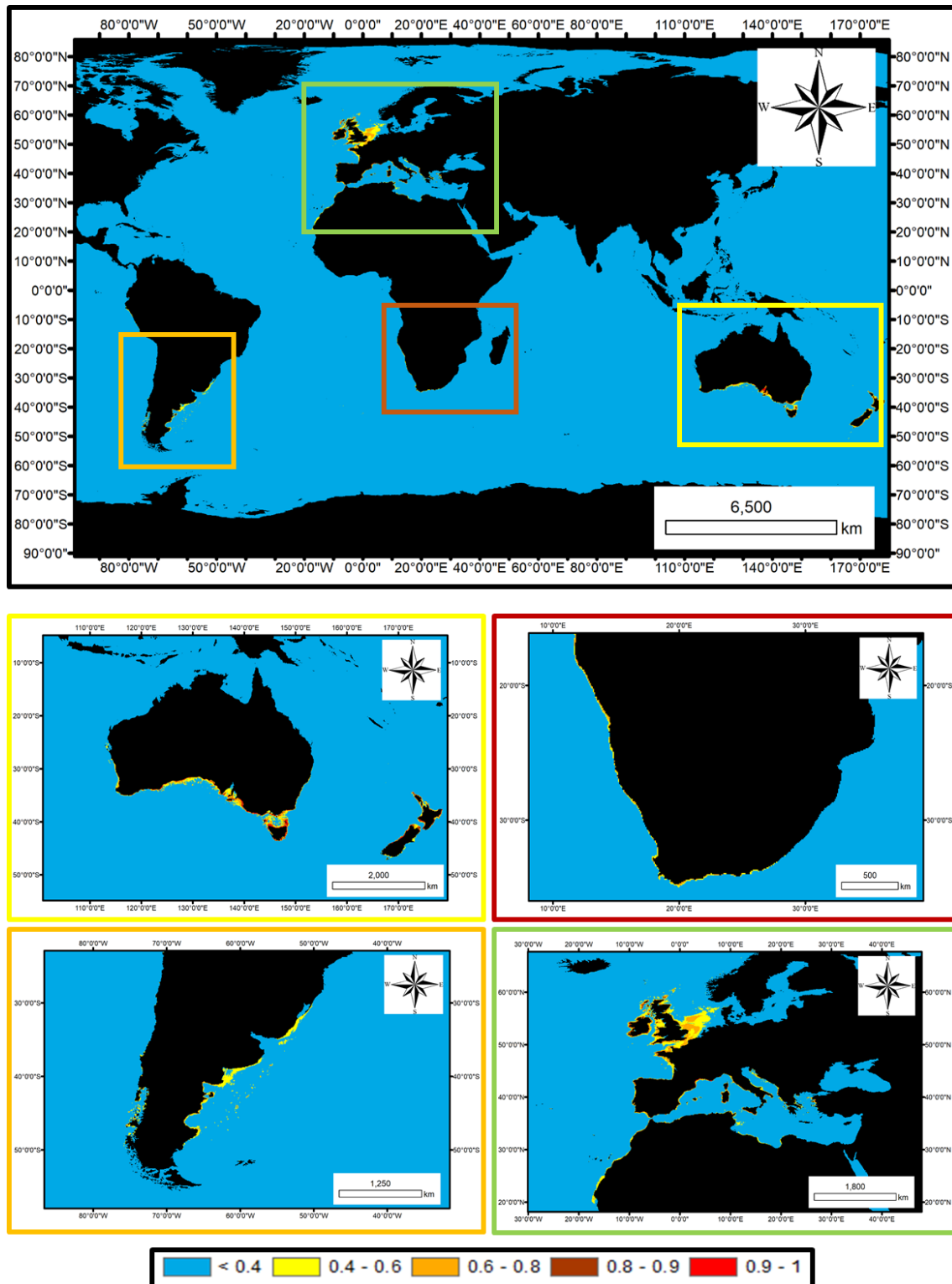


Figura 6. Mapas de distribución de la especie *A. armata* modelado con MAXENT utilizando como datos de presencia el conjunto global de datos. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante. Los valores de probabilidad de presencia menores de 0.4 (Color azul) son considerados como zonas dónde es muy difícil que la especie aparezca y por tanto no se tienen en cuenta como área potencial.

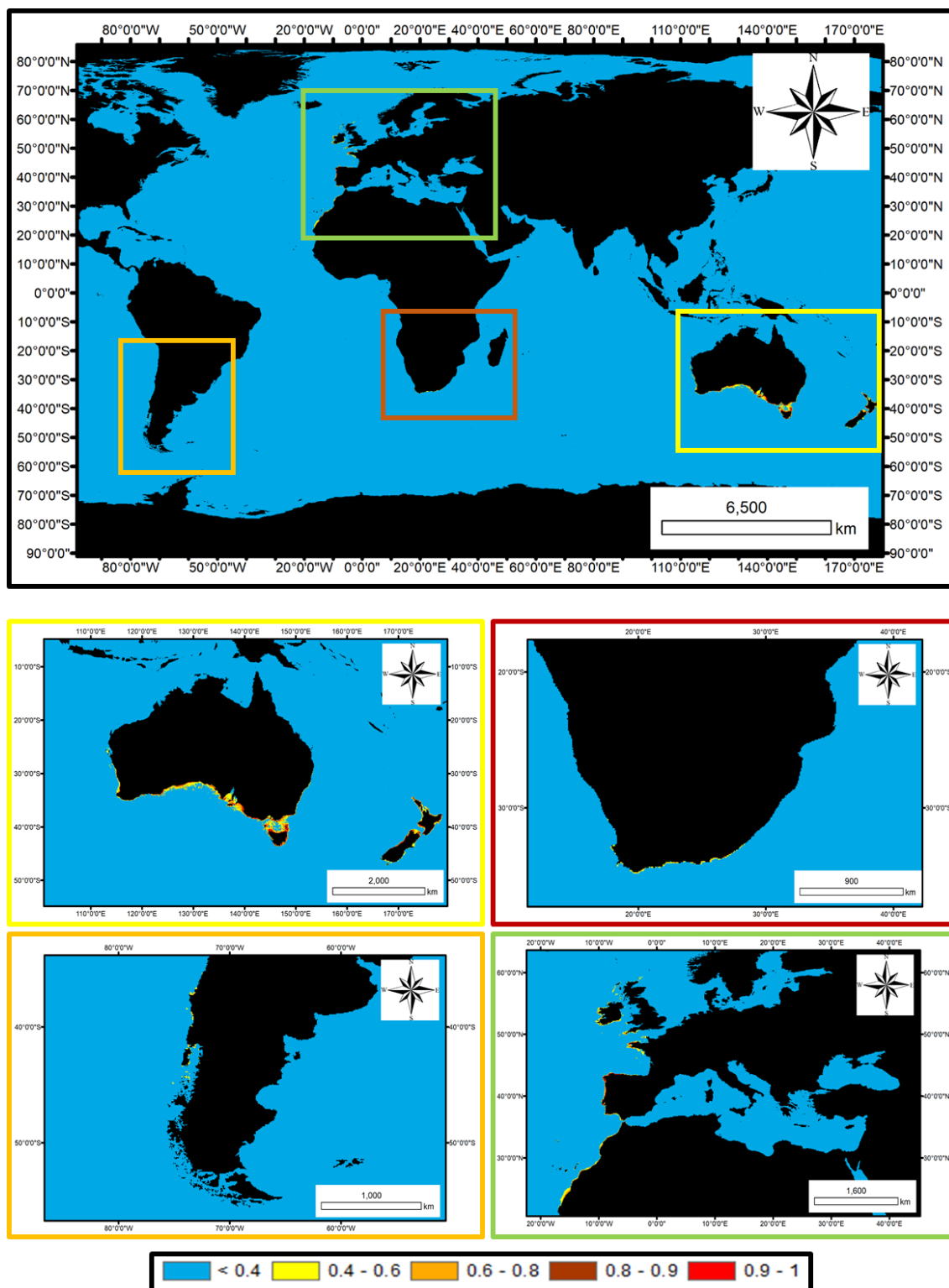


Figura 7. Mapas de distribución de la especie *A. armata* modelado con MAXENT utilizando los datos de presencias nativas. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante. Los valores de probabilidad de presencia menores de 0.4 (color azul) son considerados como zonas dónde es muy difícil que la especie aparezca y por tanto no se tienen en cuenta como área potencial.

El modelo elaborado con el conjunto de datos de presencias (Figura 6), por el contrario, capta mejor los patrones de distribución actuales al trabajar con un número de presencias mucho mayor. Sin embargo, en este caso al trabajar con presencias prácticamente en todo el mundo resulta más complicado descartar el fenómeno de *overfitting* anteriormente mencionado. En el caso del mar del Norte, los resultados de la distribución muestran un patrón extraño, observándose una distribución generalizada que se aleja considerablemente de la costa. Es conocido que las profundidades existentes en esta región son bastante pequeñas, sin embargo, resulta complicado creer que pueda existir una distribución tan amplia en una zona tan alejada de la costa. Es importante destacar que esta zona, y en general, el conjunto de las islas británicas presenta una gran cantidad de puntos de presencia en relación a la superficie que abarca. Por estos motivos, es muy probable que este sesgo de muestreo esté afectando a los resultados finales.

Comparando ambos modelos se observan importantes diferencias. Por un lado, el modelo que utiliza únicamente presencias nativas aporta una distribución mucho más restringida que en algunas ocasiones no es capaz de predecir correctamente zonas actuales de presencia. Por otro lado, el modelo elaborado con las presencias globales capta correctamente todas las zonas donde actualmente se tienen puntos de presencias y aporta una distribución de la especie mucho más amplia, que quizá en ocasiones no sea del todo realista. Con estos resultados, parece que el modelo elaborado con datos de presencias globales consigue captar la posible adaptación a nuevas condiciones ambientales en zonas dónde la especie no es originaria, mientras que el elaborado con las presencias nativas no. En base a estos resultados y a los planteados en el apartado anterior se decidió que la configuración más adecuada para elaborar el modelo definitivo debe incluir los datos de presencias globales. Esto a pesar de que viole el principio de que la especie debe estar en equilibrio, los resultados de los modelos preliminares muestran una importante adaptación de la especie a nuevas condiciones que el modelo de presencias nativas no es capaz de captar. A todo esto, hay que sumarle el conocimiento de que la especie ha sido introducida hace casi 100 años en algunas zonas, por lo que las comunidades de esta especie es probable que sean bastante estables en las mismas.

5.3 Modelo de distribución y proyecciones de cambio climático

En este apartado se recogen los resultados obtenidos del ensamblado de los diferentes modelos presentados en la metodología (GLM, GAM, FDA, *Random Forest* y MAXENT) y que representan la distribución potencial de la especie *A. armata*. Esta distribución potencial se ha generado con las condiciones ambientales históricas (Figura 8) y ha sido proyectada bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5 (Figuras 9 y 10). Los datos utilizados para la alimentación de este modelo han sido los planteados en la metodología y como configuración se ha utilizado la resultante de los análisis anteriores.

La distribución potencial histórica de *A. armata* (Figura 8) muestra probabilidades de presencia altas en la costa sur de Australia y en Nueva Zelanda dónde la especie es originaria y dónde existen puntos de presencias. A pesar de que los puntos de presencias con los que se ha alimentado el modelo están concentrados en la zona sur/suroeste de la isla de Australia el modelo también predice posibles presencias en la zona oeste, aunque con probabilidades menores. Comparando esta distribución con la generada únicamente con MAXENT se observan algunas diferencias en esta región de Oceanía. En este último se observa una distribución bastante más restringida a los puntos de presencias y no capta probabilidades importantes en la zona oeste de la isla de Australia.

Por otra parte, el modelo resultante del ensamblado detecta la posible aparición de la especie en las costas del mar Mediterráneo, tanto en las europeas (dónde existen puntos de presencia) cómo en las del norte de África (dónde no existen puntos de presencia). Las costas españolas, las islas italianas, el mar Adriático o el Canal de Suez son las zonas dónde se registran las mayores probabilidades de presencia. En Sudamérica también existen regiones que estarían incluidas dentro de la distribución potencial de *A. armata*, especialmente en la costa atlántica (Argentina). La costa Pacífica también podría albergar a esta especie especialmente en las costas de Chile, aunque con una distribución bastante más limitada según el modelo planteado. En ninguna de las dos regiones planteadas existían puntos de presencia con los que alimentar al modelo.

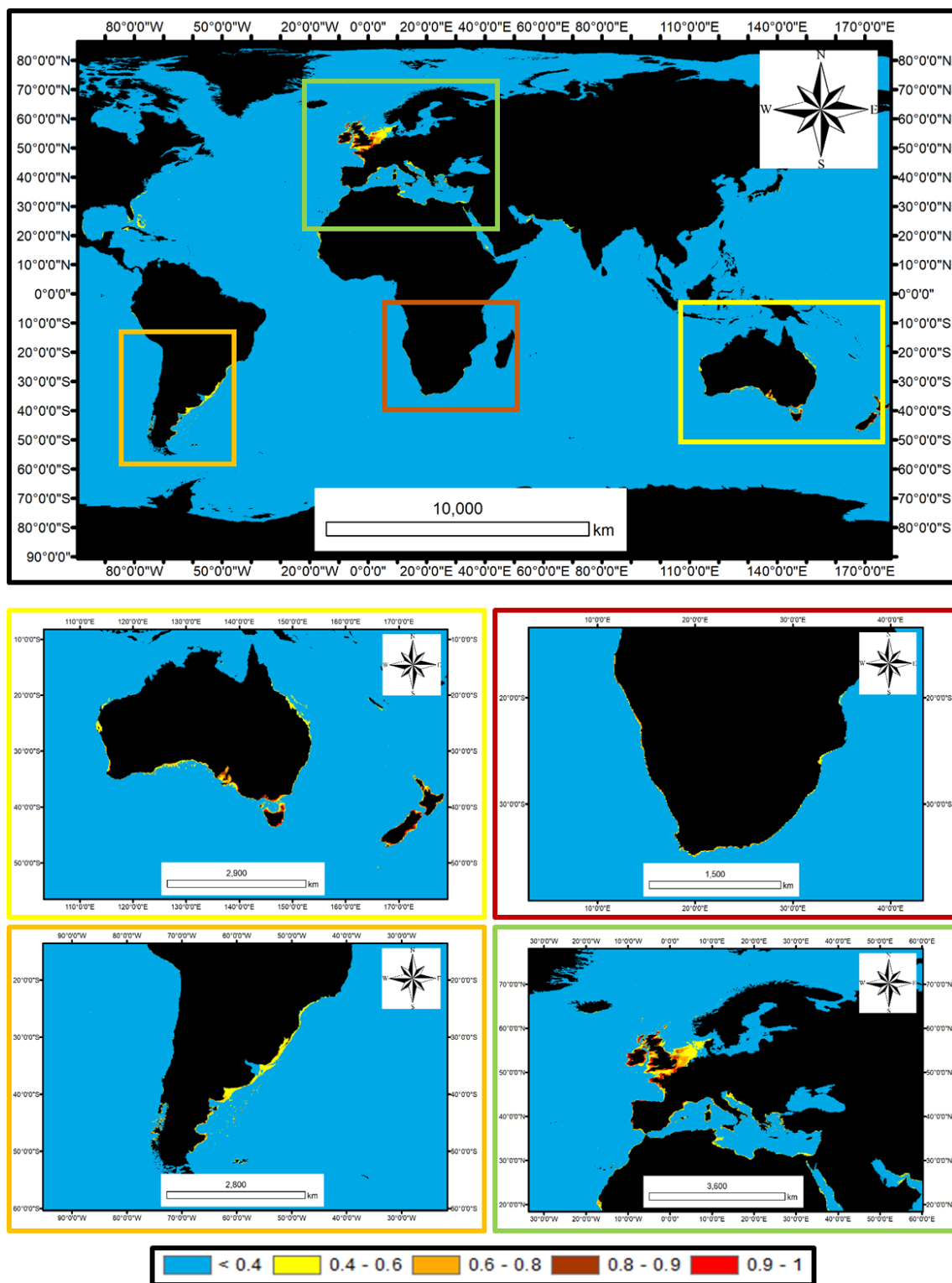


Figura 8. Mapas de distribución histórica de la especie *A. armata* resultado del ensamblado de los diferentes modelos con la herramienta BIOMOD. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante. Los valores de probabilidad de presencia menores de 0.4 (color azul) son considerados como zonas dónde es muy difícil que la especie aparezca y por tanto no se tienen en cuenta como área potencial.

En África el modelo incorpora dentro de la distribución potencial una importante franja costera que engloba los países de Sudáfrica, Namibia o Mozambique con los mayores valores de probabilidad de presencia concentrados en el extremo sur del continente, correspondiente a la costa sudafricana. En la zona europea, las costas del océano Atlántico presentan valores altos de probabilidad, especialmente en Portugal, norte de España y en las islas británicas. En estas zonas, especialmente en Gran Bretaña, existe una gran concentración de puntos de presencias que alimentan al modelo (a diferencia del sur de África dónde no existe ninguno). Es muy probable que esto esté condicionando los altos valores de probabilidad (cómo se ha mencionado en apartados anteriores), ya que es una zona muy estudiada y dónde se tiene bien conocida la existencia y distribución de esta especie invasora. A pesar de que se ha intentado reducir el sesgo de muestreo lo máximo posible, la elevada concentración de puntos en esta zona, en detrimento de otras zonas con concentraciones mucho más bajas, es un elemento importante a tener en cuenta en las interpretaciones del modelo.

La distribución potencial histórica fue proyectada para el año 2100 utilizando como referencia los dos escenarios de cambio climático presentados dentro de la metodología. La distribución geográfica bajo los diferentes escenarios (Figuras 9 y 10) sirve como aproximación para identificar regiones críticas de expansión (invasión) de esta especie o regiones con tendencias decrecientes, dónde es probable que las poblaciones de *A. armata* se vean mermadas. Las proyecciones realizadas con el modelo muestran los mapas de distribución potencial, dónde, visualmente, se pueden observar las diferentes tendencias que va a seguir la especie. Sin embargo, para que no fuese una simple interpretación visual, se han generado unos mapas (Figuras 11 y 12) dónde se ha calculado la diferencia de probabilidades de presencia entre distribución potencial proyectada (RCP 4.5 y RCP 8.5) y la distribución potencial histórica. La interpretación de estos mapas debe ser conjunta con las Figuras 9 y 10, ya que de lo contrario se pueden observar variaciones de probabilidad en áreas donde existe una probabilidad de presencia que no es significativa.

Dentro de estos resultados cabe destacar la estabilidad de la distribución de la especie en su región de origen (Australia y Nueva Zelanda), dónde apenas se observan variaciones bajo ninguno de los escenarios. Existen pequeños aumentos de probabilidad de presencia en regiones muy localizadas, mientras que las zonas de reducción son muy restringidas.

Por otro lado, una de las zonas dónde se observan los mayores cambios es en Europa, tanto en las costas mediterráneas como en las atlánticas. El aumento de las temperaturas es limitante especialmente en el Mediterráneo, generando una importante reducción de la distribución potencial bajo el RCP 4.5, que se magnifica considerablemente bajo el RCP 8.5. En las costas del océano Atlántico, se observa una importante recesión de la distribución, muy apreciable en las costas británicas, y que aparentemente va acompañada de una migración de la especie hacia el norte en busca de aguas más frías.

En las costas del sur de África apenas se observan variaciones, y las pocas existentes siguen una tendencia de aumento de la probabilidad de presencia más al sur del continente. En este caso, la migración hacia latitudes más altas no es tan clara como en otras regiones. En el caso de Sudamérica, la migración hacia el sur es evidente, configurando el mejor ejemplo de este fenómeno. No sólo se observa un desplazamiento hacia aguas más frías, sino que se observan aumentos del área potencial, tanto en la costa atlántica como en la pacífica.

Por último, las métricas consideradas para evaluar la capacidad predictiva de los modelos tomaron valores de 0.946 para el TSS, 0.984 para el AUC y 0.338 para el índice Kappa. Estos resultados ubican el modelo generado dentro del rango máximo para el test TSS (dónde se clasifica como “excelente”) y para el test AUC (dónde se clasifica como “muy bueno”). Con estos resultados parece que el rendimiento del modelo para representar la distribución potencial de la especie *A. armata* es bastante bueno, por lo que muy probablemente, se estén obteniendo resultados acordes a la realidad.

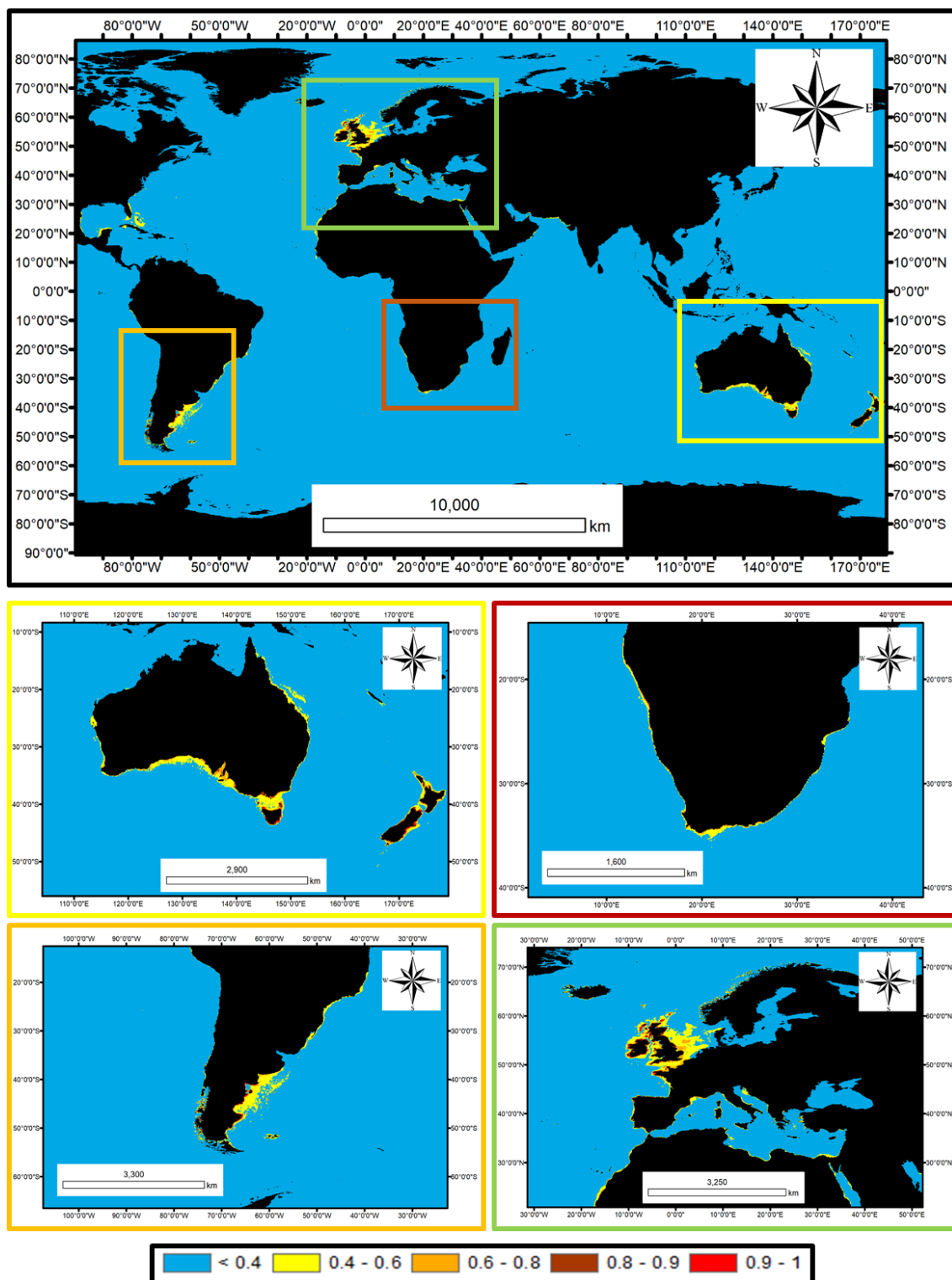


Figura 9. Mapas de distribución de la especie *A. armata* resultado del ensamblado de los diferentes modelos con la herramienta BIOMOD proyectados bajo el escenario de cambio climático RCP 4.5 para el año 2100. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante. Los valores de probabilidad de presencia menores de 0.4 (color azul) son considerados como zonas dónde es muy difícil que la especie aparezca y por tanto no se tienen en cuenta como área potencial.

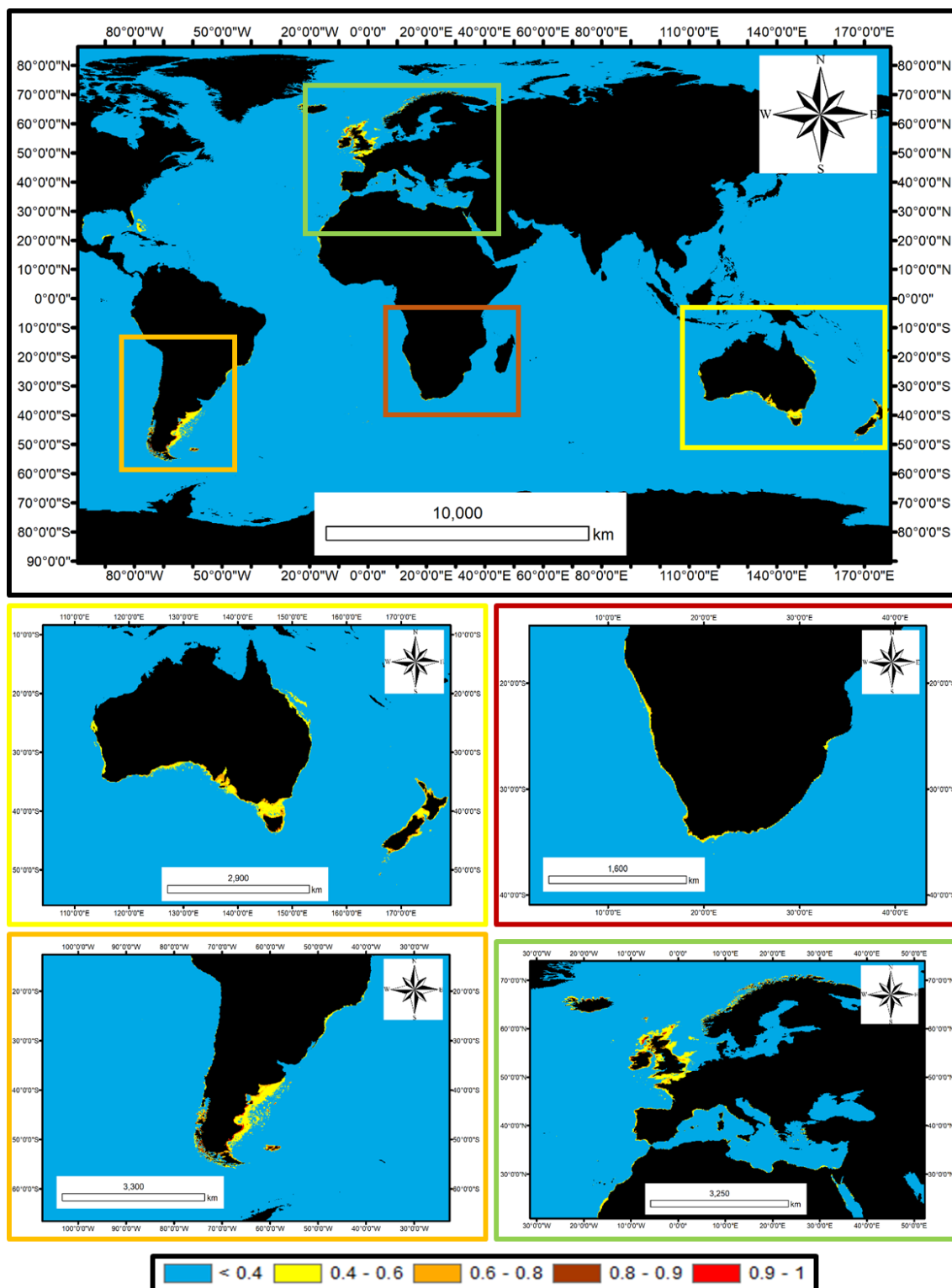


Figura 10. Mapas de distribución de la especie *A. armata* resultado del ensamblado de los diferentes modelos con la herramienta BIOMOD proyectados bajo el escenario de cambio climático RCP 8.5 para el año 2100. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante. Los valores de probabilidad de presencia menores de 0.4 (color azul) son considerados como zonas dónde es muy difícil que la especie aparezca y por tanto no se tienen en cuenta como área potencial.

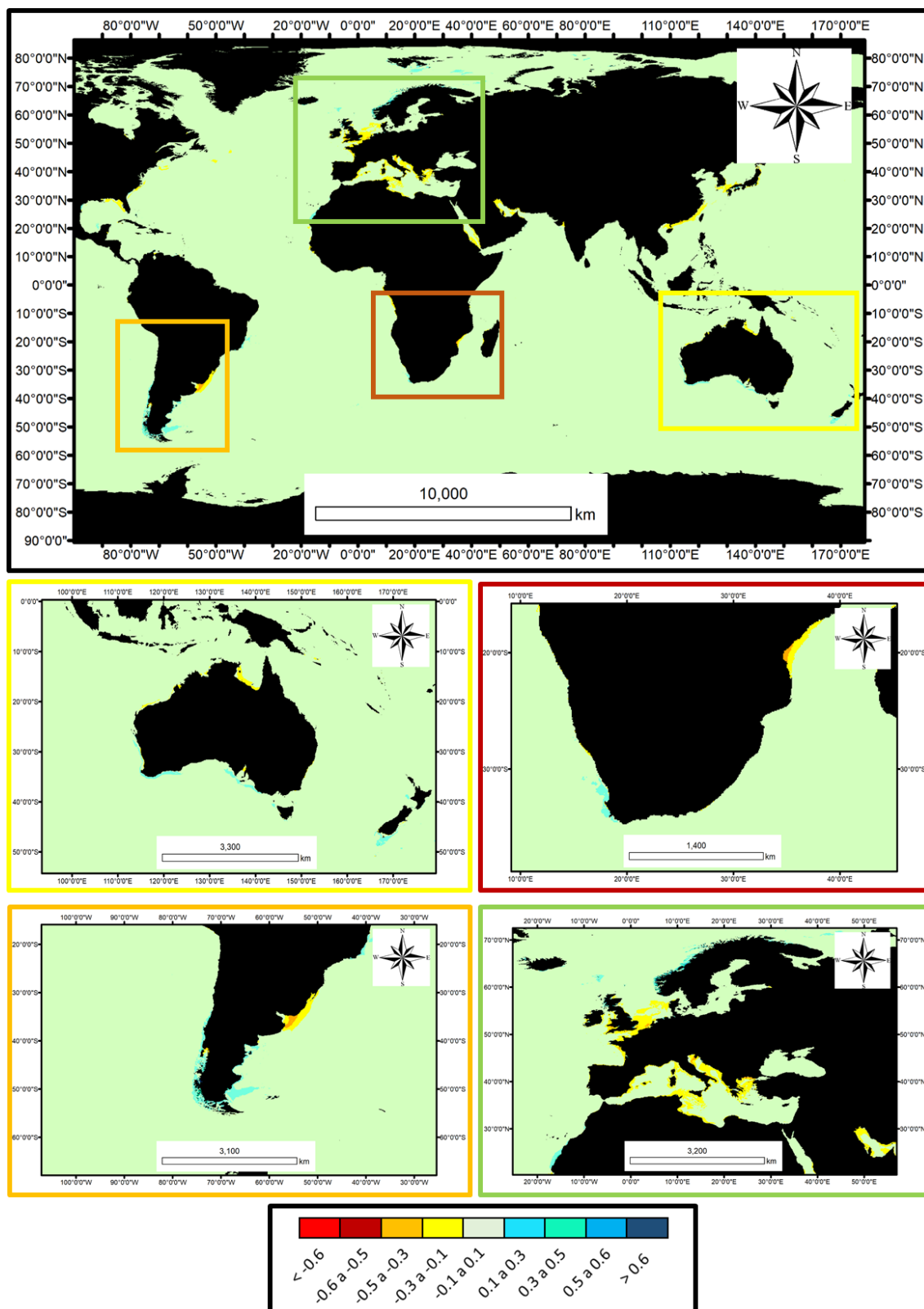


Figura 11. Mapas de diferencia de probabilidad de presencia de *A. armata* entre la distribución histórica y la existente bajo el RCP 4.5. Valores positivos indican incrementos en el RCP 4.5, mientras que los negativos indican reducciones. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante.

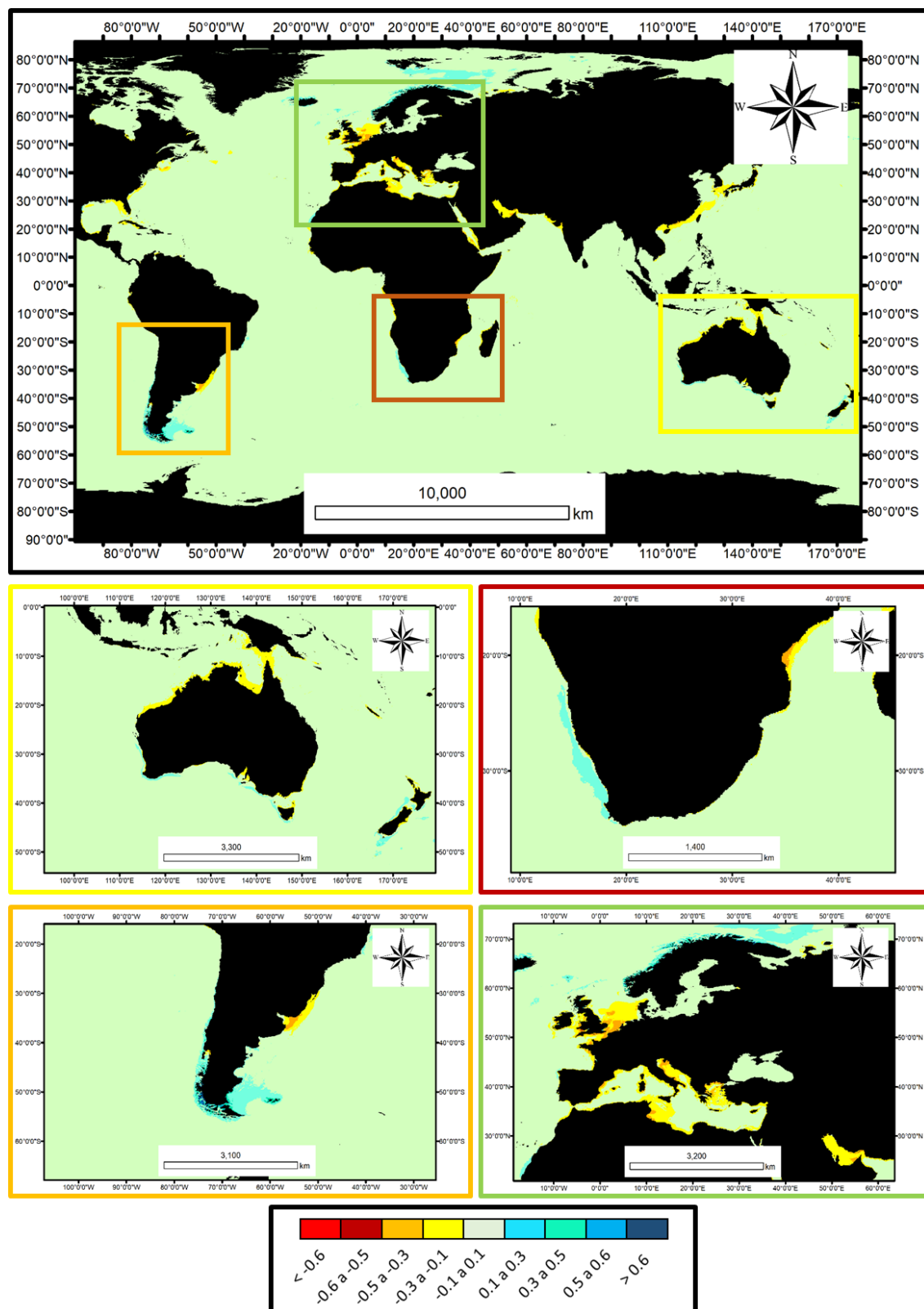


Figura 12. Mapas de diferencia de probabilidad de presencia de *A. armata* entre la distribución histórica y la existente bajo el RCP 4.5. Valores positivos indican incrementos en el RCP 4.5, mientras que los negativos indican reducciones. Los cuadros de colores representan un zoom de aquellas zonas consideradas como puntos con un interés relevante.

6. DISCUSIÓN

La metodología aplicada para modelar la distribución potencial de la especie invasora *Asparagopsis armata* ha permitido obtener unos buenos resultados, aunque presenta algunas limitaciones que serán comentadas en el presente apartado. Se discutirán, además, los efectos que tienen algunos aspectos clave del procedimiento metodológico como, por ejemplo: (1) los criterios de selección de predictores, (2) la utilización de presencias nativas o globales, y (3) la configuración seleccionada. Por último, se discutirán los resultados del modelo de distribución y sus proyecciones.

Selección de predictores

Un aspecto importante a discutir es la selección de los predictores ambientales. En este trabajo se ha dado una elevada importancia a la primera selección de las variables basada en sus características ecológicas. En los estudios de modelado de especies son bastantes los autores que resaltan que el criterio ecológico es quizá el más importante a la hora de construir un modelo (e.j. Fourcade et al., 2018). Sin embargo, una vez analizados los resultados surge la cuestión de si realmente algunos parámetros, como por ejemplo los nutrientes, son realmente relevantes en un estudio a escala global. Los criterios aplicados a posteriori (correlaciones y porcentaje de contribución al modelo), prácticamente responden por sí solos a esta cuestión, al resaltar la importancia de únicamente dos variables: batimetría y SST media. Estos resultados están en línea con estudios que tienen una base más biogeográfica, y en los que se utilizan criterios más restrictivos (contribuciones > 20%) con el objeto de limitar el número de variables y reducir el “ruido” introducido por variables de poca importancia (e.j. Martínez et al., 2018). En el presente estudio el objetivo seguido no era este y, por lo tanto, el criterio utilizado era mucho menos restrictivo, aunque la escala de trabajo y las características de la especie han hecho que el número de predictores sea, finalmente, muy reducido.

Uno de los problemas encontrados en la selección de los predictores fue la limitación de trabajar con las variables ambientales disponibles a nivel global en las bases de datos existentes. En este sentido, algunas variables de interés no pudieron ser consideradas como, por ejemplo, las relacionadas con el oleaje (*bottom shear stress*, *bottom orbital speed*). A pesar de que no se han encontrado estudios específicos que relacionen estas variables con la distribución de *A. armata*, sí que existen para otras

especies con la que comparte hábitat, como por ejemplo algunas del género *Gelidium*, dónde se ha demostrado la relevancia de este factor (de la Hoz, 2019).

Presencias nativas vs presencias globales

Uno de los puntos críticos en el modelado de una especie invasora, como se ha comentado anteriormente, es la inclusión o no de los puntos de presencias ubicadas en las regiones invadidas para la realización del modelo. En el presente trabajo, finalmente, se tomaron tanto las presencias nativas como las globales, basándonos en la asunción de que la especie durante el proceso de invasión está modificando su nicho, aspecto que es imposible percibir si se utilizasen solo presencias nativas (no consiguen captar la tolerancia real de la especie). Esto supone una violación de uno de los principios en lo que están basados los SDMs, que es la conservación del nicho (es decir, que la especie está en equilibrio con el entorno). Sin embargo, números estudios apoyan la teoría de que utilizar únicamente presencias nativas para el modelado de especies invasoras obtiene peores resultados que utilizar el conjunto global (ver Broennimann et al., 2007; Rödder y Lötters, 2009; Verbruggen et al., 2013). Otros autores, por el contrario, son más conservadores en este sentido y plantean la necesidad de modelar las invasiones como una proyección espacial desde la región nativa (Petitpierre et al., 2012).

En el presente estudio, la modificación del nicho parece bastante evidente, aunque resulta complicado identificar si se trata de una modificación del nicho fundamental o del realizado. Los SDMs modelan el nicho realizado y, por tanto, no necesariamente deberían estar indicando cambios fisiológicos (Verbruggen et al., 2013). Por estos motivos, sería interesante la ejecución de experimentos en laboratorio o campo que permitiesen dar respuestas a estas cuestiones.

Selección de la configuración

Utilizar diferentes combinaciones de *features* para simular diferentes grados de complejidad del modelo pretendía alcanzar la mayor capacidad predictiva del modelo posible. Esto se fundamentó en estudios que afirman que reducir la complejidad de los modelos permite una mayor correspondencia con las respuestas fisiológicas de la especie, lo que mejora el rendimiento y la transferencia de los mismos (Rödder y Engler, 2011; Warren y Seifert, 2011). Los modelos generados para la optimización de la configuración no parecían mostrar diferencias importantes en cuanto a su capacidad predictiva (AUC)

al comparar los diferentes niveles de complejidad analizados. Esto probablemente puede ser atribuido a que tampoco existe tanta diferencia entre las combinaciones utilizadas (solo difieren en un *feature: product*) o bien a que el filtrado previo de la información biológica y la selección de los predictores tiene un peso mayor a la hora de obtener mejores resultados (de ahí que todos los valores de AUC fueran tan altos) y, por tanto, enmascare las aportaciones de estos otros parámetros.

Distribución de *Asparagopsis armata* y evolución

Por el momento, únicamente se han discutido las implicaciones que la metodología seleccionada ha tenido sobre los resultados del modelo. Sin embargo, quizá el aspecto más importante en un estudio de estas características es si realmente las predicciones generadas con el modelo se ajustan a la realidad o no. Las regiones donde existen puntos de presencias, con los que se entrena el modelo, se asumen como zonas dónde el modelo está proporcionando resultados adecuados, ya que esos datos han sido verificados previamente a la construcción del modelo. Sin embargo, la cuestión radica en sí las zonas alejadas de esos puntos de presencias suponen realmente una parte del hábitat de la especie o no. Algunas de estas zonas se corresponden con las costas este y oeste de Sudamérica, la costa de la región sur de África, la costa mediterránea del norte de África o la costa este de Australia.

De acuerdo al trabajo realizado por Andreakis et al. (2007), dónde además de realizar un estudio filogeográfico de la especie *A. armata*, se hace una recopilación del conjunto de registros existentes en la base de datos Algaebase (<http://www.algaebase.org/>), podemos comprobar el grado en que el modelo generado capta la realidad. Dentro de estos registros aparecen presencias en las costas de Chile y Perú (Villaseñor-Parada et al., 2018), en las costas de Sudáfrica (Bolton et al., 2011), en las costas del norte de África (tanto las del océano Atlántico como las del Mediterráneo), en el canal de Suez y mar Rojo y en el este de Australia. Con estos puntos de presencias ya se puede observar que parece que el modelo generado está representando de una forma bastante realista la distribución global de la especie. Una de las zonas dónde el modelo indica altas posibilidad de presencia de la especie es la franja costera de Argentina, sin embargo, no se han detectado estudios que corroboren esto. Esto puede ser debido a diversos factores: (1) no se hayan realizado estudios que impliquen de alguna forma la identificación de la especie en la zona, (2) exista algún tipo de barrera a la dispersión que

haya impedido la llegada de la especie a estas zonas, o (3) la zona reúne las condiciones ambientales adecuadas de las variables con las que se ha entrenado el modelo pero es posible que exista algún tipo de interacción biótica o bien alguna otra variable ambiental no considerada que limite el asentamiento de la especie en esta región.

Por último, la evolución de la especie bajo los diferentes escenarios de cambio climático muestra una importante migración de la misma hacia latitudes mayores debido, principalmente, al aumento de la temperatura del agua. Este fenómeno se observa principalmente en las regiones de Sudamérica y en Europa. Siendo la temperatura el principal factor limitante para el crecimiento de esta especie (Guiry y Dawes, 1992) estos resultados del modelo parecen bastante lógicos. Sin embargo, en estas valoraciones no estamos teniendo en cuenta el potencial de adaptación de esta especie invasora (observable a través de las curvas de respuesta), que podría hacerla permanecer en las zonas donde ya está presente a pesar del cambio en las condiciones ambientales. Además, bajo nuevas condiciones de estrés, esta especie, debido a sus características fisiológicas y ecológicas, podría ser más competitiva que otras especies originarias de la zona. Por estos motivos, resulta complicado predecir si esta especie no sólo va a mantener su distribución actual, sino que se va a expandir hacia latitudes mayores, o, por el contrario, va a verse afectada por el cambio climático y va a tener que migrar hacia nuevas zonas que reúnan las condiciones adecuadas como le está ocurriendo a un gran número de macroalgas en Europa y en el resto del planeta. Por el momento, algunos estudios llevados a cabo en los últimos 10 años han demostrado que las comunidades de *A. armata* han aumentado, como por ejemplo los realizados por Díez et al. (2012) o Voerman et al. (2013) en el Golfo de Vizcaya.

7. CONCLUSIONES

Con los resultados obtenidos tras la aplicación de la metodología planteada se han podido extraer, de acuerdo a los objetivos planteados, las siguientes conclusiones:

- La temperatura media de la superficie del mar (SST media) parece ser la variable ambiental que más controla la distribución geográfica de la especie *Asparagopsis armata*, junto con la batimetría.
- Los datos de presencias globales consiguen captar mejor los rangos de tolerancia reales de la especie, y, por tanto, la modificación del nicho sufrida durante el proceso de invasión biológica.
- La optimización de la configuración, basada en diferentes combinaciones de complejidad y multiplicadores del regularizador, apenas genera diferencias en la capacidad predictiva del modelo. Esto, muy probablemente, es consecuencia de que otros factores aplicados previamente, como la selección de predictores o el filtrado de la información biológica, tienen mayor influencia sobre esta capacidad predictiva.
- Los modelos generados han demostrado tener una elevada capacidad predictiva para determinar la distribución potencial histórica de la especie *Asparagopsis armata*, tal y como demuestran las métricas analizadas (AUC, TSS y Kappa). Estos resultados se ajustan, además, con la distribución real de la especie.
- Las proyecciones efectuadas bajo los diferentes escenarios de cambio climático parecen indicar una importante reducción de la distribución en regiones como el Mediterráneo, acompañadas por migraciones hacia latitudes mayores en el norte de Europa o Sudamérica. Este fenómeno es común a los dos escenarios analizados, siendo el escenario 8.5 dónde se observan los cambios más drásticos.

8. REFERENCIAS

- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B., Anderson, R.P., 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography (Cop.)*. 38, 541-545.
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223-1232.
- Andreakis, N., Procaccini, G., Maggs, C., Kooistra, W., 2007. Phylogeography of the invasive seaweed *Asparagopsis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) reveals cryptic diversity. *Mol. Ecol.* 16, 2285-2299.
- Araújo, M.B., Guisan, A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *J. Biogeogr.* 33, 1677-1688.
- Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42-47.
- Araújo, M.B., Pearson, R.G., 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography (Cop.)*. 28, 693-695.
- Araújo, M.B., Townsend, P., 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93, 1527-1539.
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E.A., De Clerck, O., 2018. Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 277-284.
- Blanchard, M., Gouletquer, P., Hamon, D., 2010. Liste des espèces marines introduites dans les eaux bretonnes et des espèces introduites envahissantes des eaux périphériques [WWW Document]. URL <http://archimer.ifremer.fr/doc/00026/13737/> (accedido 6.10.19).
- Bolton, J., Andreakis, N., Anderson, R., 2011. Molecular evidence for three separate cryptic introductions of the red seaweed *Asparagopsis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) in South Africa. *African J. Mar. Sci.* 33, 263-271.
- Bosch, S., 2017. Sdmpredictors: Species distribution modeling predictor datasets. R package version 0.2.6. Universidad de Gante. Tesis Doctoral.
- Breiman, L., 2001. Random Forests. *Mach. Learn.* 45, 5-32.
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T., Guisan, A., 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol. Lett.* 10, 701-709.
- Coro, G., Magliozzi, C., Ellenbroek, A., Pagano, P., 2015. Improving data quality to build a robust distribution model for *Architeuthis dux*. *Ecol. Modell.* 305, 29-39.
- de la Hoz, C.F., 2019. Evaluación de los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas litorales. Tesis Doctoral. Universidad de Cantabria.
- de la Hoz, C.F., Ramos, E., Puente, A., Juanes, J.A., 2019. Climate change induced range shifts in seaweeds distributions in Europe. *Mar. Environ. Res.* 148, 1-11.
- Díez, I., Muguerza, N., Santolaria, A., Ganzedo, U., Gorostiaga, J.M., 2012. Seaweed assemblage changes in the eastern Cantabrian Sea and their potential relationship to climate change. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 99, 108-120.
- Dijoux, L., Viard, F., Payri, C., 2014. The more we search, the more we find: Discovery of a new lineage and a new species complex in the genus *Asparagopsis*. *PLoS One* 9, 1-13.

- Dixon, P., Irvine, L.M., 1977. Seaweeds of the British Isles. British Museum (Natural History), Londres.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2011. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 4, 11-37.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17, 43-57.
- Engelen, A., Serebryakova, A., Ang, P., Britton-Simmons, K., Mineur, F., Pedersen, M., Arenas, F., Fernández, C., Steen, H., Svensson, J.R., Pavia, H., Toth, G., Viard, F., Santos, R., 2015. Circumglobal Invasion by the Brown Seaweed *Sargassum muticum*, *Oceanography and marine biology*.
- Feldmann, J., Feldmann, G., 1942. Recherches sur les Bonnemaisoniacees et leur alternance de generations. *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser.* 2, 75-175.
- Feldmann, J., Feldmann, G., 1939. Sur le développement des carpospores et l'alternance de générations de l'*Asparagopsis armata* Harvey. *C.R. Acad. Sci.* 208, 1240-1242.
- Fielding, A.H., Bell, J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in PB models. *Environ. Conserv.* 24, 38-49.
- Fourcade, Y., Besnard, A.G., Secondi, J., 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 245-256.
- Galil, B.S., 2006. The Marine Caravan - The Suez Canal and the Erythrean Invasion, en: *Bridging Divides: Maritime Canals as Invasion Corridors*. Springer, Dordrecht, pp. 207-300.
- Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2012. Invasive species distribution models – how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 1126-1136.
- GBIF, 2019. The Global Biodiversity Information Facility [WWW Document]. URL <https://www.gbif.org/> (accedido 5.7.19).
- Grosholz, E., 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol. Evol.* 17, 22-27.
- Guiry, M.D., Dawes, C.J., 1992. Daylength, temperature and nutrient control of tetrasporogenesis in *Asparagopsis armata* (Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 158, 197-217.
- Hanley, J.A., McNeil, B.J., 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143, 29-36.
- Hastie, T., Tibshirani, R., Buja, A., 1994. Flexible Discriminant Analysis by Optimal Scoring. *J. Am. Stat. Assoc.* 89, 1255-1270.
- Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. Generalized additive models. Chapman & Hall, Londres (UK).
- IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis, Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge (UK) y Nueva York (EEUU).
- Martínez, B., Radford, B., Thomsen, M.S., Connell, S.D., Carreño, F., Bradshaw, C.J.A., Fordham, D.A., Russell, B.D., Gurgel, C.F.D., Wernberg, T., 2018. Distribution models predict large contractions of habitat-forming seaweeds in response to ocean warming. *Divers. Distrib.* 24, 1350-1366.

- Mata, L., Silva, J., Schuenhoff, A., Santos, R., 2006. The effects of light and temperature on the photosynthesis of the *Asparagopsis armata* tetrasporophyte (*Falkenbergia rufolanosa*), cultivated in tanks. *Aquaculture* 252, 12-19.
- McConnell, O., Fenical, W., 1977. Halogen chemistry of the red alga *Asparagopsis*. *Phytochemistry* 16, 367-374.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. Generalized Linear Models (Monographs on statistics and applied probability 37). Chapman & Hall, Londres (UK).
- Mellin, C., Lurgi, M., Matthews, S., MacNeil, M.A., Caley, M.J., Bax, N., Przeslawski, R., Fordham, D.A., 2016. Forecasting marine invasions under climate change: Biotic interactions and demographic processes matter. *Biol. Conserv.* 204, 459-467.
- Merow, C., Smith, M.J., Silander, J.A., 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography (Cop.)*. 36, 1058-1069.
- Mineur, F., Arenas, F., Assis, J., Davies, A.J., Engelen, A.H., Fernandes, F., Malta, E., Thibaut, T., Van Nguyen, T., Vaz-Pinto, F., Vranken, S., Serrão, E.A., De Clerck, O., 2015. European seaweeds under pressure: Consequences for communities and ecosystem functioning. *J. Sea Res.* 98, 91-108.
- Ní Chualáin, F., Maggs, C., W. Saunders, G., Guiry, M., 2004. The invasive genus *Asparagopsis* (Bonnemaisoniaceae, Rhodophyta): Molecular systematics, morphology, and ecophysiology of *Falkenbergia* isolates. *J. Phycol.* 40, 1112-1126.
- OBIS, 2019. Ocean Biogeographic Information System [WWW Document]. URL <https://obis.org/>
- Orlando-Bonaca, M., Mavrič, B., Trkov, D., Lipej, L., 2017. Unusual bloom of tetrasporophytes of the non-indigenous red alga *Asparagopsis armata* in the northern Adriatic Sea. *Acta Adriat.* 58, 53-62.
- Pacios, I., Guerra-García, J.M., Baeza-Rojano, E., Cabezas, M.P., 2011. The non-native seaweed *Asparagopsis armata* supports a diverse crustacean assemblage. *Mar. Environ. Res.* 71, 275-282.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., Guisan, A., 2012. Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders. *Science (80-.)*. 335, 1344-1348.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Dudík, M., Schapire, R.E., Blair, M.E., 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography (Cop.)*. 40, 887-893.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190, 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography (Cop.)*. 31, 161-175.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rödger, D., Engler, J.O., 2011. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 915-927.
- Rödger, D., Lötters, S., 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 674-687.

- Ruiz, G., Fofonoff, P., H. Hines, A., Grosholz, E., 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. *Limnol. Oceanogr.* 44, 950-972.
- Sbrocco, E.J., Barber, P.H., 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94, 979.
- Schaffelke, B., Hewitt, C.L., 2007. Impacts of introduced seaweeds. *Bot. Mar.* 50, 397-417.
- Schaffelke, B., Smith, J.E., Hewitt, C.L., 2006. Introduced macroalgae – A growing concern. *J. Appl. Phycol.* 18, 529-541.
- Shcheglovitova, M., Anderson, R.P., 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecol. Modell.* 269, 9-17.
- Shrestha, U.B., Sharma, K.P., Devkota, A., Siwakoti, M., Shrestha, B.B., 2018. Potential impact of climate change on the distribution of six invasive alien plants in Nepal. *Ecol. Indic.* 95, 99-107.
- Siguan, M.A.R., 2002. Review of Non-Native Marine Plants in the Mediterranean Sea, en: *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management.* Springer, Dordrecht, pp. 291-310.
- Sorte, C.J.B., Williams, S.L., Carlton, J.T., 2010. Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 303-316.
- Tanner, E.P., Papeş, M., Elmore, R.D., Fuhlendorf, S.D., Davis, C.A., 2017. Incorporating abundance information and guiding variable selection for climate-based ensemble forecasting of species' distributional shifts. *PLoS One* 12, e0184316-e0184316.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography (Cop.)* 32, 369-373.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., De Clerck, O., 2012. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 272-281.
- Verbruggen, H., Tyberghein, L., Belton, G.S., Mineur, F., Jueterbock, A., Hoarau, G., Gurgel, C.F.D., De Clerck, O., 2013. Improving transferability of introduced species' distribution models: New tools to forecast the spread of a highly invasive seaweed. *PLoS One* 8, e68337.
- Villaseñor-Parada, C., Pauchard, A., Ramírez, M., Macaya, E., 2018. Exotic seaweed in the Chilean coast: spatial and temporal patterns in the invasion process. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 46, 147-165.
- Voerman, S.E., Llera, E., Rico, J.M., 2013. Climate driven changes in subtidal kelp forest communities in NW Spain. *Mar. Environ. Res.* 90, 119-127.
- Warren, D.L., Seifert, S.N., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21, 335-342.
- Zhang, K., Zhang, Y., Zhou, C., Meng, J., Sun, J., Zhou, T., Tao, J., 2019. Impact of climate factors on future distributions of *Paeonia ostii* across China estimated by MaxEnt. *Ecol. Inform.* 50, 62-67.

ANEXO I

Selección de predictores:

Matriz de correlaciones

Tabla AI. 1. Análisis de correlaciones entre las diferentes variables ambientales elegidas a priori como posibles predictores.

[illegible]

ANEXO II

Selección de configuración:
Mapas de distribución

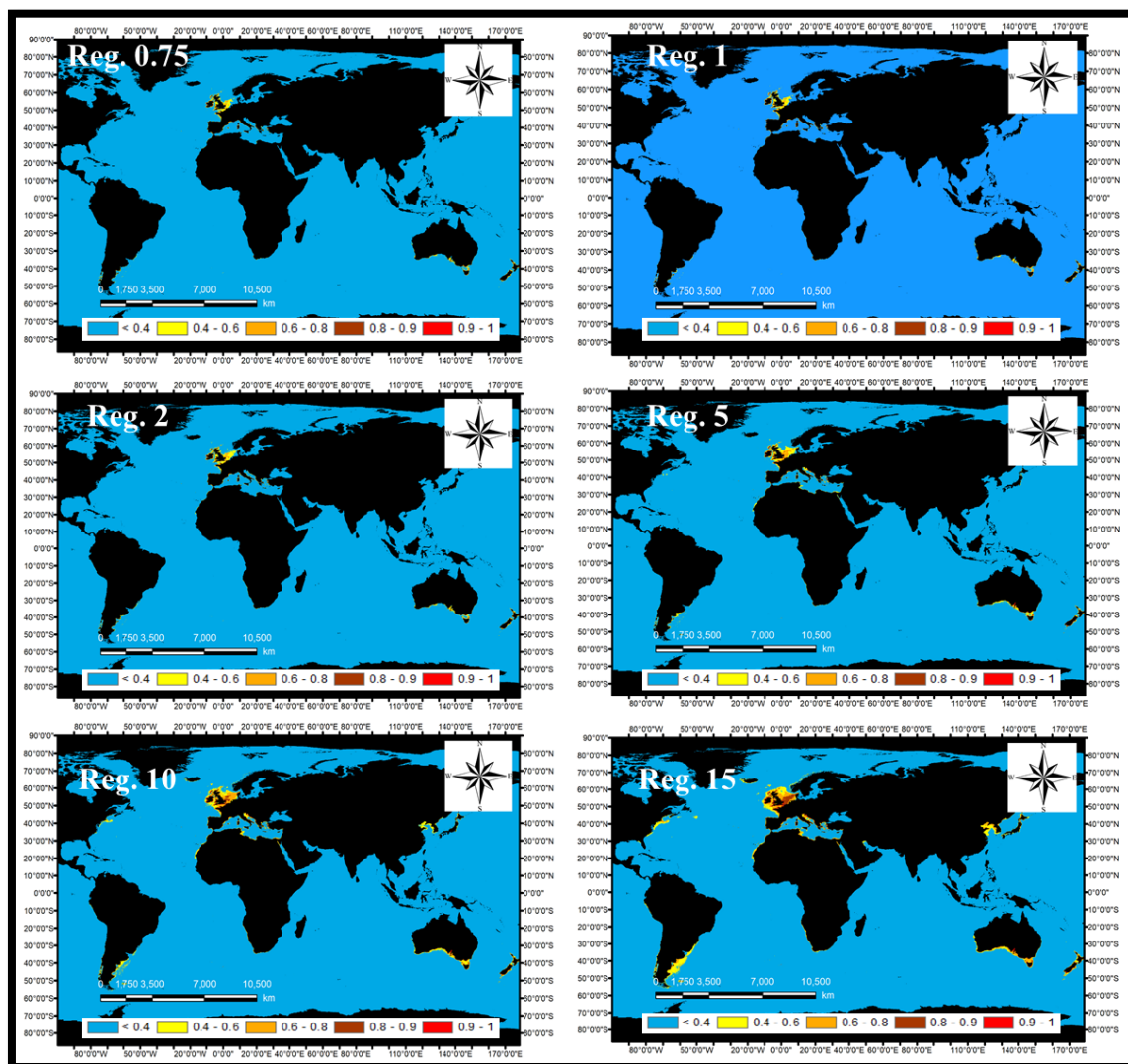


Figura AII. 3. Mapas de distribución de la especie *A. armata* utilizando las presencias globales para cada una de las configuraciones del multiplicador del regularizador (0.75, 1, 2, 5, 10 y 15) utilizando la configuración modificada (*hinge*, *quadratic*, *linear*) para determinar la complejidad del modelo.

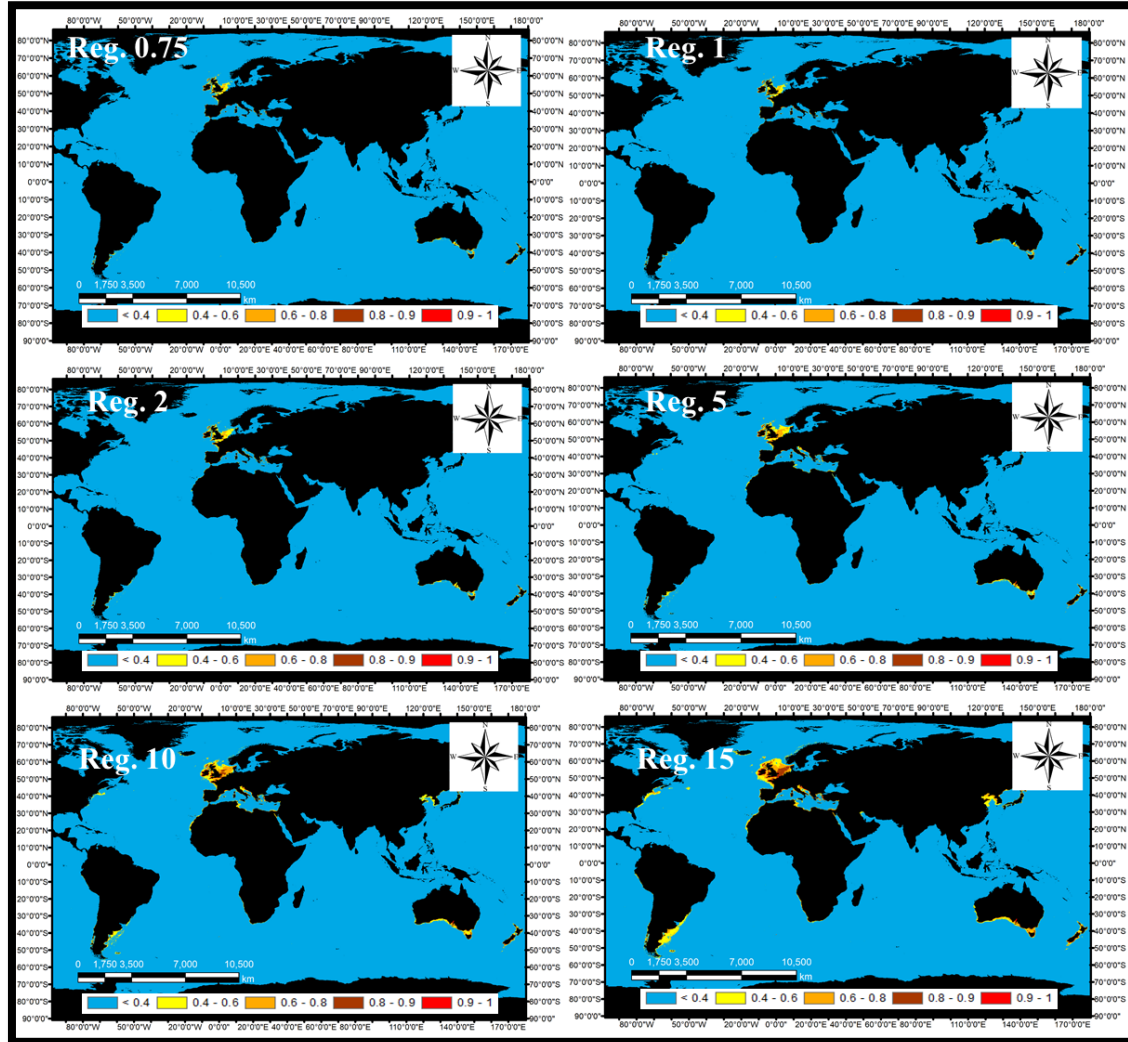


Figura AII. 2. Mapas de distribución de la especie *A. armata* utilizando las presencias globales para cada una de las configuraciones del multiplicador del regularizador (0.75, 1, 2, 5, 10 y 15) utilizando la configuración por defecto (*hinge*, *quadratic*, *linear*, *product*) para determinar la complejidad del modelo.

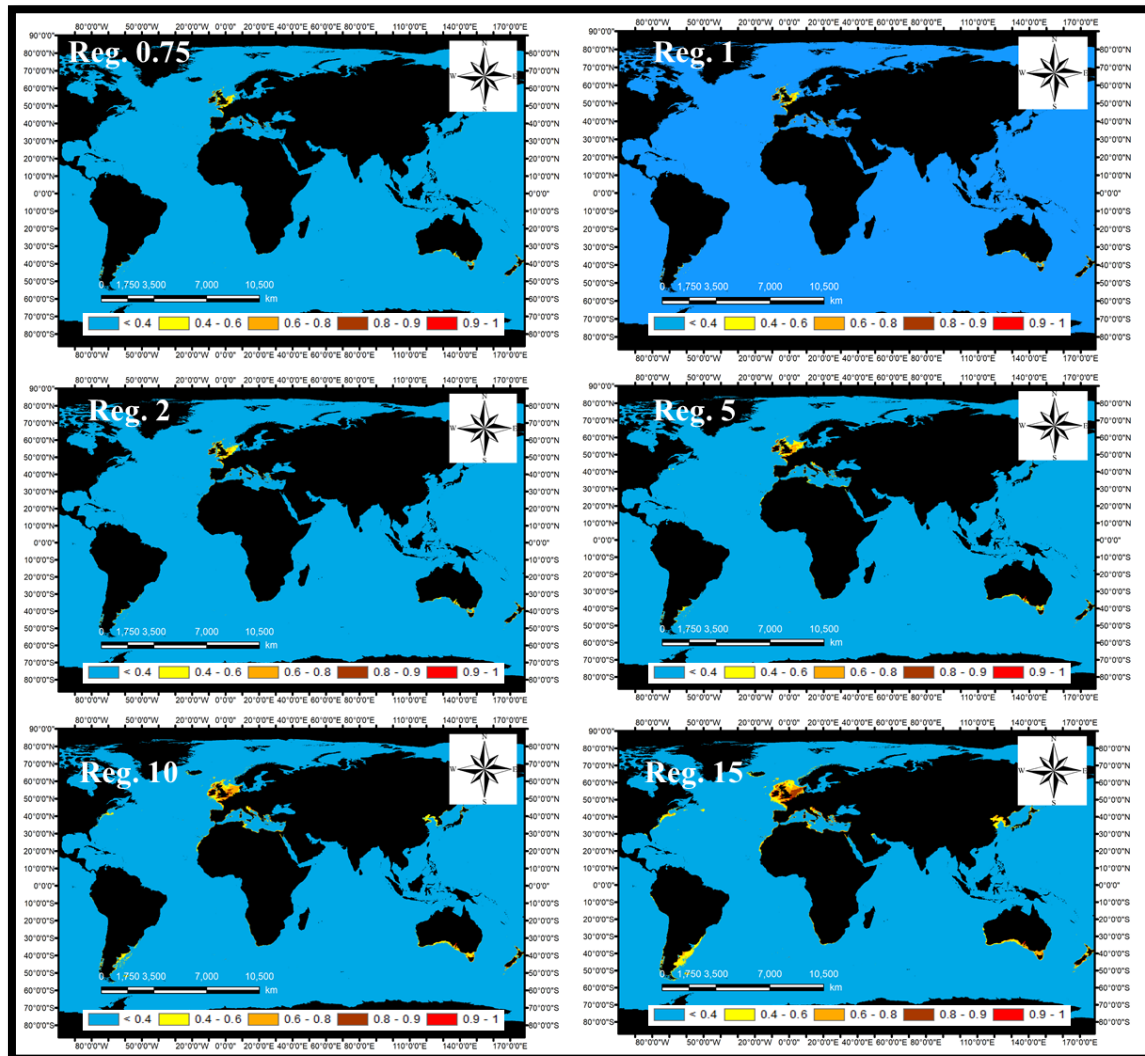


Figura AII. 3. Mapas de distribución de la especie *A. armata* utilizando las presencias nativas para cada una de las configuraciones del multiplicador del regularizador (0.75, 1, 2, 5, 10 y 15) utilizando la configuración modificada (*hinge*, *quadratic*, *linear*) para determinar la complejidad del modelo. En este caso la configuración modificada coincide con la configuración por defecto